Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit.

Habilitationsschrift

durch welche

mit Zustimmung der Philosophischen Fakultät

der

kgl. vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

zu einer

am Sonnabend, den 16. Oktober 1909, 12 Uhr,
in der Aula der Universität

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

zu haltenden

Antrittsvorlesung

„Über die ungeschlechtliche Vermehrung und ihre Bedeutung für das Problem der Artbildung“

ergebenst einladet

Dr. Ernst Pringsheim.

Halle a. S.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 1
II. Methodik 3
III. Entstehung der „Indifferenz“ 8
IV. Überwindung der „Indifferenz“ 14
V. Analogieen aus anderen Reizgebieten 18
VI. Einfluß der Stimmung auf die Präsentationszeit 21
VII. Auf die Induktion folgende allseitige Reizung 28
VIII. Fehlerquellen und Abgrenzung der Stimmungsphänomene 33
IX. Theoretisches 39
X. Zusammenfassung 49
XI. Protokolle 51
XII. Literatur 63

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548101_0096

I. Einleitung.

Die im vorigen Jahre von mir veröffentlichte Arbeit über den „Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung“ (22) war von vornherein als eine Art Programm gedacht, dessen Ausführung wegen der Kürze der Zeit zum Teil noch recht skizzenhaft sein mußte. Die damals studierten Vorgänge bei der heliotropischen Reizung im Dunkeln und am Licht gewachsener Keimlinge bei verschieden intensiver einseitiger Belichtung führten mich zu dem Schlusse, daß die Reizintensität des Lichtes mit seiner Stärke andauernd wächst, und daß das von Wiesner (32) beobachtete Optimum, von dem aus sie wieder abnehmen sollte, nur auf einem vorübergehenden Indifferenzzustande beruht, der in niedrig gestimmten Pflanzen durch Licht von einer gewissen Stärke hervorgerufen wird. Daneben wurde zu zeigen versucht, daß die Pflanzen in ihrer Stimmungsveränderung eine der Adaptation[1]) der Netzhaut in vielen Punkten ähnliche Einrichtung besitzen, die als charakteristisch für den Lichtsinn im allgemeinen betrachtet werden könnte. Besonders dieser letztere Teil blieb noch allzu lückenhaft und beschränkte sich in manchen Partien auf Analogieschlüsse, die weiterer Forschung den Weg weisen sollten.

Damals wurde die Reaktionszeit als Zeichen der Stimmungshöhe benutzt, wobei ich mir wohl bewußt war, daß die dabei stattfindende längere Belichtung selbst wieder die der Pflanze eigene und durch Vorbelichtung auf eine gewisse willkürliche Höhe gebrachte Stimmung beeinflussen mußte. Trotzdem konnten einige Resultate gewonnen werden, da die Reaktionszeit, wie sich zeigte, eine für die Lichtintensität bezeichnende Länge hat, falls die Pflanzen vorher unter Rotation bis zur Konstanz an die betreffende Be-

---

[1]) Die früher gebrauchte Bezeichnung Akkomodation für diesen Vorgang ist zu verlassen.

leuchtung gewöhnt worden waren. Und zwar nimmt diese „normale“ Reaktionszeit, wie sie genannt wurde, bis zu einer gewissen Grenze mit der Steigerung der Lichtintensität ab, und zwar über das „Optimum“ von Wiesner hinaus, das nur für etiolierte Pflanzen gilt.

War dagegen die Stimmung höher oder tiefer als sie der (heliotropische Reaktion hervorrufenden einseitigen) Beleuchtung entsprach, so war die Reaktionszeit gegenüber der normalen verlängert.

Ferner konnte gezeigt werden, daß diese Verlängerung der Reaktionszeit durch eine entsprechend lange richtungslose Anfangsbelichtung aufgehoben werden konnte, so daß die Keimlinge, die anfangs rotiert hatten oder vor Beginn der eigentlichen Reaktionszeit um 180° gedreht worden waren, zur selben Zeit reagierten wie solche, die die ganze Zeit still gestanden hatten (vgl. 22 S. 279; für andere Pflanzenarten als *Avena sativa* auch diese Arbeit, Protokoll Nr. 1—3). Der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit bei einer, der jeweiligen Stimmung nicht adäquaten Lichtintensität durfte daher kurz als die Zeit der Umstimmung bezeichnet werden, während deren die Objekte scheinbar indifferent gegen heliotropische Einflüsse waren. Daß eine solche Umstimmungszeit nicht nur für den Wechsel von dunkel zu hell, sondern auch für den von schwachem zu stärkerem und von starkem zu schwachem Lichte gilt, zeigen die Protokolle Nr. 4 und 5.

Die Deutung dieser Verhältnisse hat sich inzwischen durch neue Versuche etwas verschoben. Sie soll am Schlusse versucht werden.

Die Art der Mitteilung meiner Resultate und manche daraus gezogenen Schlüsse veranlaßten Fitting in einer Besprechung in der Botanischen Zeitung (4) einige zum Teil berechtigte Einwände vorzubringen, daneben allerdings auch Mißverständnisse, die wohl durch die Kürze der Darstellung hervorgerufen worden sind. Auf dieses Referat soll noch an verschiedenen Stellen eingegangen werden.

Die damals neuen und durch die zitierte Arbeit ins Licht gerückten, aber durchaus nicht völlig geklärten Probleme sind inzwischen mit Hilfe neuer Methoden weiter gefördert worden und haben teilweise auch durch andere Arbeiten an Übersichtlichkeit gewonnen. Trotzdem auch heute die Untersuchungen nicht als abgeschlossen betrachtet werden können, soll daher mitgeteilt werden, was sich mitteilen läßt. Es soll dabei versucht werden, durch alte und neue Protokolle die früher dargelegten Ansichten zu erhärten, soweit sie sich bestätigt haben, andererseits aber zu berichtigen, wo der Mangel an Tatsachen Irrtümer veranlaßt hatte.

Schon oben sind die zwei Hauptgebiete bezeichnet worden, auf die sich die so gestellte Aufgabe erstreckte, einmal mußte das heliotropische Verhalten der Pflanzen bei verschieden starkem Lichte genauer studiert und die vorübergehende „Indifferenz“ [1]), auf die früher nur geschlossen wurde, bewiesen, andererseits versucht werden, in die Art des Stimmungswechsels

[1]) Dieser Ausdruck bleibt nur der Kürze wegen vorläufig noch beibehalten.

mit feineren Methoden einzudringen. In beiden Teilen ergaben sich wieder eine Anzahl überraschender, neuer Tatsachen, die heute nicht alle recht gedeutet werden können, eine Mitteilung aber immerhin lohnen; daneben jedoch auch eine Bestätigung und Vertiefung der früheren Vorstellung und und eine bessere Verknüpfung des bekannten, wobei manches in einem völlig anderen Lichte erscheint als es am Anfange erwartet werden konnte. Ein Teil der Versuche wurde wieder im physikalischen Institute in Breslau angestellt. Ich fühle mich daher Herrn Professor Lummer von neuem zu großem Danke verpflichtet. Der größere Teil der Arbeit entstand in dem inzwischen verbesserten Dunkelzimmer des Breslauer pflanzenphysiologischen Institutes.

II. Methodik.

Die Lichtintensitäten, mit denen gearbeitet wurde, sind früher nicht angegeben worden, worin Fitting mit Recht einen Mangel sieht. Obgleich schon früher (22, S. 274) betont wurde, daß die aktinometrisch nach Wiesner oder photometrisch, d. h. mit Hilfe des Auges als Maßstab gewonnenen Werte für die Pflanzen nicht viel Bedeutung haben, und deshalb vorgezogen wurde, deren Reaktionszeit selbst als Anhalt für die benutzte Lichtintensität anzugeben, soll diesem Mangel doch, so weit möglich, abgeholfen werden. Meine Nernstlampen brannten bei 0,5 Amp. und 95 Volt und hatten zuerst 32 Kerzen. Da aber ihre Intensität anfangs schnell abnahm (14, S. 151) mußten sie vor Gebrauch über Nacht brennen. Sie hatten dann etwa 30 Kerzen und sanken weiterhin sehr langsam auf 27—28 Kerzen. Das sind verhältnismäßig geringe Differenzen, die für meine Versuche im allgemeinen keinen merklichen Fehler bedingten.

Die Auerlampe war von der gewöhnlichen Sorte und hatte etwa 45 Kerzen. Bei den Versuchen, wo ich leider nur angab „in der Nähe der Auerlampe", standen die Keimlinge 40—50 cm vom Strumpfe derselben. Die ultraroten Strahlen hatten keinen Einfluß auf die heliotropische Reaktion, wovon ich mich durch besondere Versuche überzeugte. Viel störender war die Austrocknung durch die an der heißen Laterne erzeugten Luftströme. Deshalb schaltete ich stets eine große Fensterglasscheibe zwischen Lichtquelle und Pflanzen. Neuere Versuche wurden so angestellt, daß die Laterne außerhalb des Dunkelzimmers stand und die Lichtstrahlen durch ein verglastes Loch in einer Tür hereinfielen. Bei dieser Anordnung wurde die Vergiftung durch die Verbrennungsgase, sowie die Austrockung der Luft vollständig und die Wärmestrahlung beinahe ganz vermieden, sodas ein berußtes Thermometer gegenüber einem blanken gewöhnlich keinen Unterschied aufwies. Bei dem geringsten Abstande von der Lampe war die Differenz höchstens $^1/_2{}^0$. An den Resultaten wurde weder dadurch, noch auch durch die Einschaltung einer Wasserküvette etwas wesentliches geändert. Die Vorbereitung und Aufstellung der Versuche erfolgte im „gelbroten", unwirksamen Lichte, der Beginn der wirksamen Belichtung mit Fortnehmen des zwischen geschalteten

Gelbfilters, wie ich das vor kurzem beschrieben habe[1]) (25). Daß die langwellige Hälfte des Spektrums keine Stimmungsveränderung bewirkt, habe ich schon früher angegeben. (22, S. 265.)

Die Anwendung des gelbroten Lichtes bot für alle Versuche eine wesentliche Bequemlichkeit, die auch der Schärfe der Ergebnisse zu gute kam, insofern als sie das Gießen und Vorbereiten der Keimlinge sowie ihre Aufstellung erleichterte. Bei Experimenten, in denen es auf die genaue Dauer der Belichtung ankommt, also besonders bei Bestimmungen von Präsentationszeiten[2]), ist das von großem Vorteil, weil durch die so ermöglichte Vermeidung gegenseitiger Beschattungen, wie sie bei Aufstellung im Dunkeln immer vorkommen werden, eine Quelle des Irrtums verstopft wird. Eine ganz neue Möglichkeit aber ergab das neue Hilfsmittel insofern, als es gestattete, den Gang der Reaktion dauernd oder periodisch zu kontrollieren, ohne eine neue Reizung zu veranlassen. Das aber ist eine Forderung, die insofern gerechtfertigt erscheinen wird, als jede willkürlich herausgegriffene Beobachtungszeit zwingt, einen Teil der bei einer Reizung von der Dauer der Präsentationszeit schnell vorübergehenden Reaktionen zu vernachlässigen. Erst vor kurzem hat das Warwara Polowzow (21) mit Recht scharf hervorgehoben. Die Beobachter heliotropischer Induktionen waren allerdings bis jetzt zu dieser Beschränkung gezwungen, da eine Anwendung roten unwirksamen Lichtes für solche Zwecke meines Wissens nirgends gemacht worden ist. Nur ich selbst habe schon früher in der mit Nathansohn gemeinsam veröffentlichten Arbeit (14) für die Vorbereitung des Materials eine rote, elektrische Dunkelkammerlampe benutzt. Ich habe diese Methode aber wieder verlassen, da eine vor die Lichtquelle gestellte Küvette mit einer Lösung von Methylorange oder eine von meinen Gelbscheiben eine viel hellere Beleuchtung gibt. Außerdem ist es von Vorteil, daß dieses Licht von derselben Stelle kommt, von der auch das heliotropische wirksame Licht einfällt.

Das Arbeiten mit rotgelbem Lichte gestaltete sich so, daß die benutzte Lampe bis auf eine Öffnung lichtdicht verdeckt wurde. Vor dieser Öffnung befand sich ein Holzerker mit Durchlaß für die Lichtstrahlen, in den eine Küvette mit gelbroter Lösung gestellt werden konnte (vgl. Fig. 1). Bei der Nernstlampe diente für diesen Zweck ein schwarz bezogener Holzkasten, der noch mit einem Tuche bedeckt wurde. Die Auerlampe stand in der früher (22, S. 268) beschriebenen Laterne, und zwar diesmal außerhalb des Zimmers hinter einer Tür. In dieser befand sich eine Öffnung und vor letzterer im Dunkelzimmer der Erker-

[1]) Es möge an dieser Stelle nachgetragen werden, daß es sich unter Umständen empfiehlt, dem Methylorange ein klein wenig eines roten Farbstoffes zuzufügen, sodaß die Durchlässigkeit für Grün noch mehr reduziert wird. Besonders geeignet ist hierzu Rhodamin-B, aber auch Saffranin und Neutralrot sind zu brauchen.

[2]) Ich benutzte früher das Wort Perzeptionszeit im Anschluß an Czapek als gleichbedeutend mit Präsentationszeit, schließe mich jetzt aber der wohl begründeten Unterscheidung Fittings an (Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, S. 285). Eine Perzeptionszeit in dessen Sinne dürfte allerdings nicht existieren.

kasten mit der Küvette, so daß nach Wunsch nur gelbes Licht auf die Pflanzen fallen konnte. Bei dieser Beleuchtung konnte man sich im Zimmer gut zurechtfinden, ohne daß bei Kontrollversuchen, die über Nacht standen, die geringste heliotropische Krümmung eingetreten wäre.

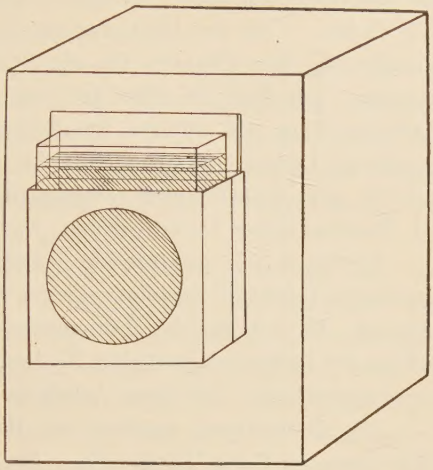


Fig. 1. Vorrichtung zum Abdämpfen und Unwirksammachen des Lichtes. Der Erker trägt hinten die gelben Dämpfungsscheiben, davor die Küvette mit der gelbroten Lösung. Durch die runde Öffnung treten die Lichtstrahlen aus.

Da für das Arbeiten mit der Auerlampe im Pflanzenphysiologischen Institute nur ein Dunkelraum zur Verfügung stand, in dem Pflanzen höchstens 3 Meter von derLichtöffnung aufgestellt werden konnten, und ein Entfernen der Lampe von letzterer unter den gegebenen Verhältnissen nicht möglich war, mußte bei einem großen Teile der Versuche das Licht gedämpft werden. Um dabei noch bequem arbeiten zu können, nahm ich bald von den anfangs benutzten Rauchglasscheiben Abstand, da hinter diesen bei der gewünschten Verminderung der heliotropischen Wirkung kaum mehr etwas zu sehen war. Ich benützte anstatt dessen Glasplatten mit einer gelben Gelatineschicht, die so schwach gefärbt war, daß noch ein Teil des wirksamen Lichtes durchgelassen wurde. Mit verschieden stark gefärbten Platten und Kombination dieser kann so jede gewünschte Lichtabschwächung erreicht werden. Die Platten kamen hinter die Küvette in ein abgeteiltes Fach des Erkerkastens und blieben während der Belichtung stecken. (vgl. Abb. 1.) Leider läßt sich für diese Versuche die heliotropisch wirksame Lichtintensität nicht genau angeben. Soweit sie aber aus der Präsentationszeit von *Avena sativa* im Vergleich zu der in verschiedenen Entfernungen von der Auerlampe ohne Lichtdämpfung abgeleitet werden kann, war sie für die meist benutzte Helligkeit, bei der Plattenkombination II + IV, den 20. Teil so wirksam, entsprach also in 100 cm Entfernung etwa 2,2 Meterkerzen.

Soweit frühere Beobachter eine planmäßig gewählte Zeit zur Konstatierung der Resultate benutzten, ist gegen diese Beschränkung nicht viel einzuwenden, wenn es auch, wie mir jetzt scheint, meist ohne Gefahr gewesen wäre, das Ergebnis schon etwa nach einer Stunde mit schwacher Belichtung zu kontrollieren, weil eine etwa daraus sich ergebende neue Induktion erst sehr viel später als die beabsichtigte in die Erscheinung getreten wäre. Die Gewißheit der Gefahriosigkeit dieses Verfahrens konnte aber erst durch Kontrollversuche erworben werden. Blaauw (30) hat daher mit Recht bei

Avena nach 2 Stunden beobachtet, wo im allgemeinen die Reaktion auf ihrem Höhepunkte ist. Für die Bestimmung der einfachen Präsentationszeit reicht das aus. Bei Fröschel (6) kann ich keine Angabe der Beobachtungszeit finden. Über den Rückgang der Krümmung können beide keine Angaben machen, da ihre Pflanzen für die Beobachtung ans Licht gebracht werden mußten. Ich fand bei allen gut reagierenden Objekten spätestens bis zum nächsten Tage ein völliges Ausgleichen der Krümmung, bei den von mir benützten Lichtintensitäten selbst bei Induktionen bis zu 45 Minuten. Es scheint mir deshalb nicht zweckmäßig, nach einstündiger Induktion erst 24 Stunden später zu beobachten, wie es Figdor (3) getan hat.

Inwieweit eine nachträgliche Belichtung, auch unter Rotation, die vorangegangene Induktion beeinflussen kann und welche Erscheinungen den früheren Autoren, die sich mit der Bestimmung von Präsentationszeiten beschäftigten, infolge der willkürlich gewählten Beobachtungszeit entgehen mußten, das macht einen wesentlichen Teil dieser Arbeit aus, ist also noch ausführlich zu erörtern.

Die Zeitmessung geschah mit Hilfe eines auf Sekunden eingestellten Metronoms und der Taschenuhr. Es wurde vorher bei gelbem Lichte die Lage ausgeprobt, in der am wenigsten Beschattungen zu befürchten waren. Ganz kurze Induktionen geschehen dann nach dem Schlage des Metronoms durch schnelles Fortziehen und Wiedervorstellen eines schwarzen Brettes. Längere Belichtungen begannen mit der Entfernung der gelben Küvette und endeten durch Fortstellen an einen dunklen Ort in bestimmter Reihenfolge. Nach Beendigung der Versuche wurden sofort bei gelbrotem Lichte alle belichteten Töpfchen in bestimmter Anordnung auf ein als Tablett dienendes Brettchen und mit diesem unter einen Dunkelsturz gestellt.

Die Rotation auf dem Klinostaten fand da, wo sie nur für kurze Zeit angewendet wurde, mit verhältnismäßig großer Geschwindigkeit statt, nämlich eine Umdrehung in 15 Sekunden. Unter Umständen konnte die Drehung des Klinostaten selbst als Zeitmaß benutzt werden. Die schnelle Drehung sollte verhindern, daß eine tropistische Induktion während der Rotation selbst stattfände, was aber, wie ich bemerken will, auch bei wesentlich geringerer Tourenzahl nie geschieht, falls nicht etwa weniger als eine Umdrehung zurückgelegt wird. Bei einer halben Umdrehung, die also 7—8 Sekunden dauerte, fand ich 50 cm von der Nernstlampe eine Reaktion in der Richtung, in der das Licht am längsten eingewirkt hatte, also entsprechend dem Rotationskreise in der Fig. 2 nach außen. Bei einer ganzen, sowie $1^1/_2$ Umdrehungen blieb eine Krümmung aus. Die Schnelligkeit des Anlaufens hatte außerdem den Vorteil, daß die Zeit der Rotation,

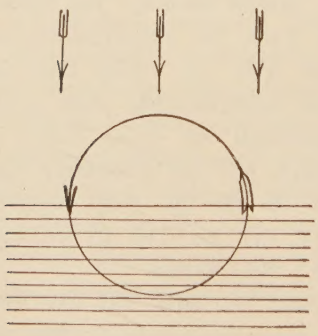


Fig. 2. Die Pfeile geben die Richtung des Lichtes an, der Kreis die Art der einmaligen Rotation, während deren einer Hälfte belichtet wurde.

resp. des vorhergehenden oder nachfolgenden Stillstandes viel genauer angegeben werden kann als das bei langsamem Laufen des Uhrwerkes möglich ist. Mit Hilfe der Sperrklinke kann der Pfeffersche Klinostat fast momentan in Gang gebracht und angehalten werden.

Die Temperatur wurde durchweg auf nur 15—16° gehalten, so daß die Reaktionszeiten etwas länger wurden als in den früher mitgeteilten Versuchen. Prinzipiell wird dadurch nichts geändert. Ein Vorteil lag aber darin, daß die Keimlinge länger brauchbar blieben. Zudem war bei der in den Wintermonaten nötigen Heizung die Austrocknung der Luft weniger stark. Die Luftfeuchtigkeit wurde auf 60—65% gehalten.

Als Versuchsmaterial kamen wiederum etiolierte Keimlinge zur Verwendung, und zwar fast nur solche von *Avena sativa,* da, wie früher auseinander gesetzt (22, S. 272), diese die feinste Unterscheidung der beginnenden Krümmung gestatten, am gleichmäßigsten wachsen und reagieren, und, was diesmal besonders in Betracht kam, am widerstandsfähigsten gegen Schädigungen sind. Ich konnte nämlich während der zum Teil benutzten Wintermonate keine andere Pflanzenart in wünschenswerter Qualität heranziehen, wenn auch einige andere Keimlinge bei Gelegenheit zum Vergleich benutzt wurden. Außerdem ist die Verwendung eines gutbekannten, möglichst gleichförmigen Materials bei dem vorläufig angestrebten mehr intensiven als extensiven Studium der heliotropischen Stimmungserscheinungen auch wieder ein großer Vorteil. Für den ersten Teil der Versuche im physikalischen Institut mit Nernstlicht wurde ein Aussaatmaterial aus einer hiesigen Handlung benutzt, später nach dem Vorgange von Schröder (27, S. 157 Anm.) die Hafersorte „großer weißer v. Ligowo“ von Haage und Schmidt, die sich als sehr kräftig, widerstandsfähig und reizbar erwies, wenn auch die Präsentations- und Reaktionszeiten etwas länger waren als bei der ersten Sorte.

Was die Angabe von Mittelwerten der beobachteten Reaktionszeiten anbelangt, die Fitting fordert, so ist bei *Avena sativa* die Reaktion so gleichmäßig, daß nur ganz wenige Individuen aus dem allgemeinen Bilde herausfallen. Diese wurden bei allen Versuchen außer Acht gelassen. Allerdings gilt diese Gleichmäßigkeit nur für die einfachen Präsentations- und Reaktionszeitbestimmungen, die Verschiebung der Stimmungshöhe erfolgt mit größeren individuellen Differenzen. Gleichmäßiges Material und Gleichförmigkeit der Bedingungen sind am besten in gleichzeitigen Parallelversuchen zu erreichen. Werden dagegen Experimente, die zeitlich auseinanderliegen, verglichen, wie es zur Gewinnung der auf Seite 283 der ersten Mitteilung gegebenen Kurve nötig war, so können die Befunde um größere Beträge differieren. Mittelwerte führen dann am besten zum Ziel (22, S. 282). Bei Feststellung der Reaktionszeit beobachtete ich das erste Unsymmetrischwerden der Coleoptilenspitze, das durch die Verschiebung der Lichtreflexe sehr scharf hervortritt. Etwa bestehende Zweifel wurden durch die, bei der nächsten Beobachtung nach 5 Minuten verstärkte oder nicht eingetretene Krümmung beseitigt. Bald gewinnt man solche Übung, daß Täuschungen nicht mehr vorkommen.

Die anderen, mehr zur Bestätigung herangezogenen Objekte geben sehr viel weniger scharfe Reaktionsanfänge. Einige Versuchsprotokolle hierüber sollen unten folgen (Prot. 1—3).

III. Entstehung der „Indifferenz".

Fitting hat in seiner wiederholt erwähnten Kritik besonders daran Anstoß genommen, daß meine Angabe der anfänglichen Indifferenz von Dunkelkeimlingen bei starkem Lichte und die von Fröschel (6, S. 235 ff.), daß die Präsentationszeiten mit der Intensitätssteigerung des Lichtes stetig abnehmen, sich scheinbar widersprechen. Denn da das Gesetz, daß für eine bestimmte Spezies das Produkt aus Lichtintensität und Präsentationszeit konstant ist, auch für starkes Licht gilt, so müßte bei meiner Auerlampe schon ganz kurze Belichtung von Bruchteilen einer Sekunde ausreichen, Reaktion hervorzurufen, während nach meiner Annahme kurze Reizung mit so hellem Lichte unwirksam sein müßte, falls wirklich der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit nur der Umstimmung dienen sollte. An dieser Stelle möchte ich betonen, daß Fröschels Befunde zur Zeit meiner Veröffentlichung nicht bekannt waren, wie man es etwa aus Fittings Referat herauslesen könnte, wenn er S. 326 sagt: „Diese Hypothese steht im Widerspruch mit unseren sonstigen Erfahrungen". Seit Wiesner (32. I, S. 64) hatte damals niemand in größerem Umfange heliotropische Präsentationszeiten gemessen, und die Angaben dieses Forschers stimmen offenbar auch nicht mit Fröschels Befunden überein, denn er fand erst viel längere Induktionen wirksam.

Meine eigenen ersten Versuche ergaben unter Umständen nach kurzer Reizung nachträgliche Krümmungen, nach längerer aber nicht. Das erschien mir damals so unerklärlich, daß ich zunächst von einer Veröffentlichung absah und mich auf die Messung der Reaktionszeiten beschränkte. Inzwischen habe ich das Versäumte zum Teil nachgeholt, da die von Fitting empfundene Schwierigkeit, daß Indifferenz bei einer Helligkeit eintreten sollte, die sehr bald eine heliotropische Reaktion induzieren mußte, mir sofort aufstieß, als ich Fröschels Arbeit kennen lernte; ich andererseits aber jetzt den Weg zu sehen glaubte, um in der begonnenen Richtung weiter vorzudringen.

Es darf übrigens, was Fitting in seinem Referate über Blaauws Arbeit betont, auch nicht vergessen werden, daß — ganz abgesehen von meinen Befunden und ihrer theoretischen Deutung, — zwischen der alten Anschauung, daß die heliotropische Reizstärke mit Zunahme der Lichtintensität vom „Optimum" ab sich verringert (Fitting 4, S. 324, Jost 11, S. 571) und den Resultaten von Fröschel und Blaauw, daß bei stärkerem Lichte die zur Erzielung der Krümmung nötige Induktionszeit immer kleiner wird, auch eine, scheinbar unüberbrückbare Kluft gähnt. Für die Stütze meiner Anschauung, daß vielmehr die heliotropische Erregung mit der Lichtintensität wächst, sind diese neueren Untersuchungen von großem Werte.

Andererseits aber wird die nötige Verknüpfung des zurzeit bekannten, wie ich zu zeigen hoffe, erst durch meine theoretischen Vorstellungen ermöglicht.

Um die Veränderung der heliotropischen Stimmung während der Messung der Reaktionszeit, die mir in meiner ersten Arbeit als Maß der Reizstärke eines Lichtes dienen mußte, zu verhindern, habe ich die vorher im Dunkeln gezogenen Keimlinge erst an die betreffende Lichtintensität gewöhnt, wobei durch Rotation vorzeitige Krümmungen verhindert wurden. Ich bekam so eine stetig abfallende Kurve der Reaktionszeiten [1]), aus der ich schloß, daß die Wirkung des Lichtes mit seiner Intensität stetig wächst. Nur die Trägheit des Reaktionsprozesses bedingt es, daß die Reaktionszeit nicht weiter vermindert werden kann, da er an sich eine gewisse Zeit, in diesem Falle (bei *Avena sativa* und $18-20^0$) etwa 30 Minuten bedarf, um eine mit bloßem Auge sichtbare Krümmung hervorzurufen. Wäre es möglich, einen Maßstab für die Reizintensität zu finden, der von diesem Trägheitsmomente frei wäre, so, dachte ich damals, müßte sich eine noch viel strengere Proportionalität zwischen Lichtintensität und Erregungsstärke nachweisen lassen. Ein solcher Maßstab liegt nun in der Präsentationszeit vor, und die zitierten Befunde von Fröschel und Blaauw bestätigen die Richtigkeit meiner Vorstellungen. Denn die graphische Darstellung der Präsentationszeiten in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität stellt ebenfalls eine stetig fallende Kurve dar!

Nach diesen Ergebnissen darf die von mir gehegte Vermutung als bewiesen gelten, daß **die heliotropische Reizstärke eines Lichtes mit dessen Intensität stetig zunimmt.** Welches sind nun die Gründe, auf die man seit Wiesner die Lehre aufgebaut hat, daß die Wirkung von einem sogen. Optimum ab falle? Es sind zweierlei, nach den beiden Größen, die Wiesner zur Messung benutzte: Der Krümmungswinkel sollte abnehmen, die Reaktionszeit sich verlängern. Betrachten wir zunächst die Versuche, die Wiesner zur Konstatierung der ersten Tatsache führten, so fällt die Willkürlichkeit des Zeitpunktes der Messung auf (32, I, S. 37). Er nimmt die Konstatierung

[1]) Fitting zweifelt an dieser Tatsache, indem er der Meinung ist, ich hätte nur Lichtintensitäten bis ungefähr 300 Meterkerzen (30 cm von der etwa 27-kerzigen Nernstlampe) geprüft. Das ist ein Irrtum. Wie aus der Anmerkung auf S. 283 hervorgeht, wurde die Reaktionszeit adaptierter Keimlinge auch bei weit höherer Lichtintensität, und zwar mit Hilfe der Quecksilber- und einer kleinen Kohlenbogenlampe geprüft, wobei dieselbe Zeit von etwa 30 Minuten bis zum Beginn der Krümmung gefunden wurde. Ob freilich bei noch weit höherer Lichtintensität die Adaptation ebensogut möglich ist, oder nicht dort vielleicht doch wieder längere Reaktionszeiten auftreten, wage ich nicht zu entscheiden. Schließlich kann ja auch bei so starken Einwirkungen ein anderes schädigendes Moment hinzukommen, das mit der von mir untersuchten Verlängerung der Reaktionszeit bei Überschreitung des „Optimums“ nichts zu tun hat. Entsprechend ist die Adaptation der Netzhaut nur bis zu einem gewissen Grade möglich. „Nur bei einem bestimmten Ausmaße der Beleuchtung, welches man als das absolute Optimum der Dauerbeleuchtung bezeichnen kann, erreicht nach erfolgter Anpassung die Deutlichkeit des Sehens ihr absolutes Maximum.“ (9, S. 73.)

des Krümmungswinkels 4 Stunden nach Beginn der Belichtung vor. Da nun die Reaktionszeiten sehr verschieden lang sind, so sind bei 1,5 m von der Lichtquelle, wo die Krümmung zuerst begann, seitdem schon 2 Stunden 50 Minuten, bei 0,1 m aber, wo die Krümmung am längsten auf sich warten ließ, erst eine Stunde seit Beginn der Reaktion verlaufen. Es kann daher nicht wunder nehmen, daß die letztere Krümmung erst 30° beträgt, während im „Optimum" der Lichtintensität schon 90° erreicht sind. Hätte Wiesner nach längerer Zeit noch einmal gemessen, so hätten sich die Winkeldifferenzen jedenfalls wesentlich verringert, falls sie nicht ganz verschwunden wären. Nur eine wiederholte Messung aber kann darüber Aufschluß geben, wie die Krümmung fortschreitet und wann Konstanz erreicht ist. Das kann unter Umständen sehr lange dauern. Ich stellte etiolierte Avenakeimlinge in verschiedenen Entfernungen in der Höhe der Auerlampe auf und konstatierte nach 22 Stunden den Grad der eingetretenen Reaktion. Die hintersten, in etwa 300 cm Entfernung hatten sich um 90° gekrümmt, auch noch bei 140 cm waren keine Abweichungen von der Strahlenrichtung zu konstatieren. Von da an zeigte sich eine geringe Verminderung des Krümmungswinkels, der aber auch bei der größten Lichtintensität, bei 30 cm Entfernung vom Auerstrumpfe, noch mehr als 80° betrug. Hätten nicht die Coleoptilen vorzeitig ihr Wachstum eingestellt, was sich bei dieser Beleuchtung nicht vermeiden ließ, so wäre wohl auch diese Abweichung von der Strahlenrichtung verschwunden. Der Versuch soll bei günstiger Jahreszeit mit länger wachsenden Objekten wiederholt werden[1]).

Die zweite Tatsache, die für die Abnahme des heliotropischen Effektes bei starkem Lichte sprechen sollte, war die Verlängerung der Reaktionszeiten. Daß dieser Beweis nicht stichhaltig ist, glaube ich auch für diejenigen zwingend bewiesen zu haben, die meiner Hypothese der „Indifferenz" vor der Stimmungsadaptation zunächst noch skeptisch gegenüberstehen. Denn daß diese Zunahme der Reaktionszeiten nur für niedrig gestimmte Pflanzen gilt und mit der Stimmungsanpassung fortfällt, daran kann nicht mehr gezweifelt werden. Damit sinkt aber die Beweiskraft dieses Argumentes doch wohl sehr wesentlich, denn nun muß gefragt werden, wodurch denn die Verzögerung bei im Dunklen gewachsenen Keimlingen verursacht wird. Da sie mit der Stimmungsadaptation fortfällt, kann für sie kaum eine geringere Reizstärke des intensiven Lichtes verantwortlich gemacht werden.

Fitting war zwar in seinem Referate der Meinung, daß meine Resultate zu den daraus gezogenen Schlüssen noch nicht berechtigen, leider konnte er sich aber von einer gewissen Voreingenommenheit nicht ganz frei machen. Daß er sich damals in die neue Sachlage noch nicht genügend hineingefunden hatte, geht aus einem Satze bald zu Beginn seiner Besprechung hervor. Er sagte dort: „Bekanntlich[2]) nimmt mit steigender Lichtintensität die positiv

[1]) Ist inzwischen geschehen, vergl. Anhang.

[2]) Von mir gesperrt.

phototropische Krümmung bis zu einem Maximum zu, um dann, mit weiterer Zunahme des Lichtes sich wieder zu vermindern und schließlich in eine negative Krümmung umzuschlagen". Er ging also von einer Vorstellung als selbstverständlich aus, deren Schiefheit ich zu beweisen gesucht habe. Worin zeigt sich denn die Verminderung der phototropischen Krümmung bei gesteigerter Lichtintensität? Doch hauptsächlich in der verlängerten Reaktionszeit, von der ich gezeigt habe, daß sie durch die niedrige Stimmung bedingt ist. Es darf somit nicht wundernehmen, wenn Fitting meiner Arbeit nicht ganz gerecht wurde. Neuerdings (5, S. 147) nähert er sich allerdings meiner Auffassung. Der Widerspruch zwischen der alten Vorstellung vom Optimum und den Befunden über die Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Lichtintensität ist ihm jetzt auch aufgefallen, und er sucht über ihn hinwegzukommen, indem er die Vermutung ausspricht, daß die Verzögerung der positiv heliotropischen Reaktion „nicht schlechthin von einer geringeren Empfindlichkeit gegenüber hohen Lichtintensitäten abhängen kann, sondern mit der längeren Dauer der Belichtung irgendwie verknüpft sein muß". Hierin soll nun auch ein neuer Beweis gegen meine Annahme liegen, daß die Verzögerung der Reaktion auf einer vorübergehenden Indifferenz beruhe. Fitting hat dabei aber übersehen, daß ich obigen Gedanken, daß der Zustand der Indifferenz erst durch die Belichtung hervorgerufen wird, schon auf S. 289 meiner Arbeit ausgesprochen und, wenn auch kurz, experimentell begründet habe. Wenn ich die Folgerungen daraus damals noch nicht zur völligen Klarheit bringen konnte, so lag das zum Teil an dem Mangel an Tatsachen. Der ausführliche Beweis blieb dieser Arbeit vorbehalten und wird weiter unten gegeben.

Blaauw hat die kürzesten Präsentationszeiten bis herab zu 0,001 Sekunden, bei Beleuchtungsstärken (26520 Meterkerzen[1]) gefunden, wo bei dauernder Einwirkung negative Krümmung oder Indifferenz eingetreten wäre. Überhaupt kann nach diesen Ergebnissen von einer Verminderung der heliotropischen Wirkung durch starkes Licht nicht mehr die Rede sein. Woher kommt es nun, daß eine Verzögerung der Reaktion doch tatsächlich eintritt? Oder, wenn man sich auf den Boden meiner Theorie stellt, die eine vorübergehende „Indifferenz" niedrig gestimmter Keimlinge bei starkem Lichte annimmt, wie entsteht diese Indifferenz? Denn daß sie irgendwie entstehen muß, da ja nach ganz kurzer Reizung Krümmung eintritt, ist klar und ist auch früher von mir nachdrücklich betont worden. Ich zeigte nämlich, daß eine Beleuchtung, die, dauernd wirkend, zur Indifferenz führt, falls sie periodisch unterbrochen wird, starke positive Krümmung induziert. (22, S. 289.) Daraus folgerte ich, daß die Pflanze nicht gegenüber einer bestimmten Lichtintensität an sich

[1]) Induzierte Helligkeiten oder, — um das subjektive Moment auszuschalten, das dem Worte Helligkeit anklebt (vgl. 9, S. 4), — besser Beleuchtungsstärken, können nur in Meterkerzen (= Lux) ausgedrückt werden, nicht in H. C. (Hefnerkerzen).

indifferent ist, sondern daß sie in diesen Zustand erst durch die Belichtung mit der betreffenden Intensität gerät[1]).

Es bot sich somit eine Gelegenheit, die Richtigkeit meiner Anschauung zu prüfen. Wird die Indifferenz durch Einwirkung eines Lichtes hervorgerufen, das bei kurzer Präsentation positive Krümmung induziert, bei dauernder aber eine verlängerte Reaktionszeit bewirkt, so muß es dazwischen eine Belichtungszeit geben, die scheinbar gar keine Reaktion hervorruft und erst bei einer Induktionszeit, die länger als die früher ermittelte Indifferenz-(oder Adaptations-)zeit ist, muß wieder positive Reaktion auftreten.

So verhielt es sich nun in der Tat! Schon der erste Versuch ergab ein entsprechendes Resultat. Vier Töpfe mit je etwa 15 Avena-Keimlingen wurden 5 Uhr 30 Min. 100 cm von der Nernstlampe, 5 Sekunden, 1 Minute, 15 Minuten und 25 Minuten belichtet. Um 7 Uhr waren die Pflänzchen in den beiden ersten deutlich gekrümmt, die in den beiden länger belichteten nicht. Nach einer weiteren Viertelstunde hatten die beiden kurz belichteten stark reagiert; die, welche 15 Minuten belichtet worden waren, gar nicht und die 25 Minuten belichteten ganz schwach. Daran änderte sich auch nach 15 und 30 Minuten nichts. Die 15 Minuten belichteten blieben dauernd gerade, waren 2 Stunden 15 Minuten nach Beginn der Exposition, als ob sie nie belichtet worden wären, und auch am nächsten Tage völlig gerade. Genau dasselbe ergab ein gleichzeitiger Parallelversuch bei 150 cm von der Nernstlampe.

Die Reaktionszeit betrug bei Belichtung von Präsentationszeitdauer oder wenig darüber und 15—16° stets etwa 1 Stunde 30 Minuten, wie groß auch die Lichtintensität und demnach die Präsentationszeit war. War nach Verstreichen dieser Zeit und bis 2 Stunden vom Beginn der Belichtung keine Krümmung eingetreten, dann blieben die Keimlinge im Dunkeln dauernd gerade, als ob keine Reizung stattgefunden hätte. Etwa nach 2 Stunden war bei Induktionszeiten, die die Präsentationszeit nicht sehr überstiegen, der Höhepunkt der Krümmung erreicht. Das ist der Zeitpunkt, in dem Blaauw seine Resultate ablas. Bei längeren Belichtungen erfolgte die Reaktion, falls keine Indifferenz eintrat, früher.

27. X. 1908. 16° 60%[2])

Auerlampe 300 cm ohne Gelbscheibe	Reaktionszeit
Bei dauernder Belichtung	60 Minuten
Induktion 50—70 Sekunden	75 „
„ 10 „	90 „

[1]) Hierher gehört wohl auch eine Beobachtung von J. Loeb (12, S. 576). Er fand, daß Balanus-Larven, die mit dem Lichte einer Quarzquecksilberlampe bestrahlt worden waren, negativ phototaktisch wurden, und zwar auch gegenüber dem Lichte einer Glühlampe, das sonst positive Reaktion hervorrief. Der negativ phototaktische Zustand hielt 10—20 Minuten an, später reagierten die Tiere wieder positiv.

[2]) Die Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit sind überall in der obigen Weise in Celsiusgraden und Prozenten angegeben.

Um das beschriebene Verhalten sicherzustellen, und genauere Daten für das Eintreten der Indifferenz bei verschiedenen Lichtintensitäten zu gewinnen, wurden etwa 20 Versuche mit der Nernstlampe und 30 mit der Auerlampe angestellt, die alle im wesentlichen Resultate übereinstimmen. Dieses besteht darin, daß bei einer gewissen Lichtintensität eine Zeit der einseitigen Belichtung gefunden werden kann, die länger als die Präsentationszeit ist und auf die keine nachträgliche Krümmung erfolgt. (Protok. No. 6 u. 7 und Tab. 1 u. 2.) Je höher die Lichtintensität ist, desto kürzer ist die minimale, „Indifferenz" hervorrufende Induktionszeit, und zwar nimmt sie etwa umgekehrt proportional dieser zu, sodaß es bei diesem physiologischen Effekte offenbar wie bei der Präsentationszeit auf die einwirkende „Lichtmenge" ankommt. Die Grenze für die Beleuchtungsintensität, wo noch Indifferenz erzielt werden konnte, lag bei der Nernstlampe in etwa 150—200, bei der Auerlampe ungefähr bei 200—250 cm von der Lichtquelle[1]). Im ersteren Falle mußte etwa 4 Minuten, im letzteren etwa 3 Minuten belichtet werden, um Indifferenz zu erzielen. Die niedrigsten, in meinen Versuchen erreichten Werte sind für die Nernstlampe in 25 cm Entfernung, also bei ungefähr 120 Meterkerzen 5 Sekunden, für die Auerlampe in 25 cm Entfernung, also bei etwa 160 Meterkerzen ebenfalls 5 Sekunden. Wurde kürzer belichtet, als diesen angegebenen Grenzwerten entspricht, so trat deutliche Reaktion ein.

Tabelle 1.

Auerlampe (ohne Dämpfung).

Entfernung vom Strumpf					
25 cm	1 u. 2″ +		5, 10, 20, 40″, 1, 2, 5, 10′ ∞		15 u. 20′ +
50 „	5, 8, 10″ +		10, 12, 14, 20, 40″, 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 15′ ∞	20′ + ?	25, 30, 35, 40, 50, 60′ +
75 „	10, 15, 20″ +		20, 40″, 2, 5, 7, 10, 15, 20, 25′ ∞		30, 35, 40′ +
100 „	5, 10, 15, 20, 30″ +	40″ + ?	60, 80″, 7, 10, 12, 15, 20, 25′ ∞	30′ + ?	35, 40, 45′ +
150 „	20, 40, 80″ +		2, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30′ ∞	35′ + ?	35, 40′ +
175 „	10, 20, 80″ +	2′ + ?	5, 10, 15, 20, 25, 30′ ∞		35′ +
200 „	1, 2″ ∞	3 u. 4″ + ?			1, 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40′ + aber alle bis auf die beiden letzten gehen bald zurück!
300 „	3″ ∞	5″ + ?			10, 20, 40, 75″, 2, 5, 7, 12′ +

[1]) Die Zahlen entsprechen hier wie überall einander nicht völlig, wenn man sie auf gleiche photometrische Helligkeit berechnet. Vielmehr ergibt sich überall eine relativ größere Wirksamkeit der Nernstlampe. Das kann allerdings neben dem relativen Gehalt an heliotropisch wirksamen Strahlen auch an der Benutzung anderen Materiales liegen. Aus meinen Zahlen wäre dann zu schließen, daß der Hafer „großer weißer v. Ligowo" eine etwas höhere „spezifische Stimmungskomponente" hätte.

Tabelle 2.

Nernstlampe.

Entfernung				
25 cm	1, 2, 4, 5″ +	10, 20, 40, 60, 90, 120, 150, 180, 210″, 4, 6, 8, 12′ ∞		15′ +
50 „	5, 30″ +	60, 90″, 2, 3, 5, 7, 10, 15′ ∞		20, 25, 30′ +
100 „	1, 5, 10, 30, 60, 90, 120″ +	3, 5, 10, 15, 17, 20′ ∞	25′ + ?	25′ +
150 „	5″, 1, 2, 5′ +	4, 8, 10, 20′ ∞		25′ +
300 „	3, 4, 8, 12, 15, 20, 25, 30′ +			

Die Tabellen 1 und 2 enthalten die Resultate der Induktionsversuche bei verschiedenen Beleuchtungsintensitäten und -Zeiten. Das Zeichen + bedeutet positive, ∞ keine Reaktion. + ? bedeutet, daß etwa gleich viel Individuen gerade und gekrümmt oder doch die Krümmungen nur bei der Hälfte sicher zu konstatieren waren.

IV. Überwindung der Indifferenz.

Nachdem ich nun gezeigt habe, daß das Ausbleiben der Krümmung wie ihr Einsetzen durch die Bestrahlung mit einer gewissen Lichtmenge hervorgerufen wird, bleibt zu erörtern, was geschah, wenn länger belichtet wurde als die zur Erreichung der Indifferenz notwendige Zeit. Schließlich mußte ja mit der Annäherung der Induktion an die Reaktionszeit wiederum ein Grenzwert erreicht werden, bei dem neuerlich eine Krümmung eintrat, die Indifferenzperiode also überschritten war.

Als ich diese Frage experimentell in Angriff nahm, war es mir wahrscheinlich, daß die Überwindung der Indifferenz bei verschiedenen Lichtintensitäten durch eine Belichtungszeit hervorgerufen werden würde, die der früher (22, S. 284) ermittelten Adaptationszeit entspräche, da die eigentliche Präsentationszeit als verhältnismäßig sehr kurz außer acht gelassen werden könnte. Es stellte sich aber heraus, daß die Sache verwickelter liegt, sodaß mir bis heute trotz der darauf verwendeten Mühe eine Unklarheit geblieben ist. Es entsprechen nämlich für das benutzte Intensitätsintervall die gefundenen Werte für die Induktionszeit, die die Indifferenz überwindet, zwar einigermaßen in ihrer Größe den früher bei derselben Beleuchtungsstärke gefundenen Umstimmungszeiten[1]). Sie nehmen aber nicht, wie das erwartet wurde, mit der Lichtintensität zu, sondern, wenn auch wenig, ab. (Tab. 1 u. 2.) Man muß nun allerdings bedenken, daß überhaupt nur die Beleuchtungsstärken ungefähr von 25—200 cm von der Nernst- resp. Auerlampe für die Erzielung einer Indifferenz in Betracht kamen, weil größere Lichtstärken nicht zur Verfügung standen und geringere keine Indifferenz mehr hervorriefen. Das ist aber für heliotropische Ver-

[1]) Protok. Nr. 8.

suche kein umfangreiches Intensitätsintervall. Doch auch schon innerhalb dieses Zwischenraumes variieren die zur Indifferenz führenden Minimalwerte sehr wesentlich. Es ist also bemerkenswert, daß von 25—200 cm von der Auerlampe die Maximalwerte der Zeit, bei deren Überschreitung wieder wirksame Induktion stattfindet, sich in umgekehrter Richtung und nicht mehr als von 15—35 Minuten, also nicht proportional, verschieben. Man kann daraus vorläufig nur schließen, daß dem die Umstimmungszeit verlängernden Vorgange ein anderer entgegenarbeitet, der auf ein beschleunigtes Krümmungsbestreben hinwirkt, und daß dieser bei einer gewissen Lichtintensität das Übergewicht erlangt. Dieser Vorgang ist voraussichtlich identisch mit demjenigen, der bei adaptierten Pflanzen die mit der Lichtintensität sinkende Reaktionszeit bewirkt. Die Ausmalung weiterer Möglichkeiten unterlasse ich, um so mehr, als nur Versuche mit größeren Lichtintensitäten, als sie mir zur Verfügung standen, Klärung in diese, wie in manche anderen Probleme der heliotropischen Reizbarkeit bringen können.

Nur eins möchte ich an dieser Stelle noch hervorheben, daß nämlich die Umstimmungszeit nie direkt bestimmt wurde, sondern nur ermittelt durch die Differenz der Reaktionszeiten adaptierter und im Dunkeln gewachsener Keimlinge. Da aber die zur Krümmung führenden Prozesse sicherlich schon einsetzen werden, bevor Konstanz der Stimmung [1]) erreicht ist, und zwar mit um so größerer Energie, je größer die Lichtintensität ist, so ist hiermit wieder ein neuer variabler Zeitwert gegeben, der seinerseits die Sachlage kompliziert, und zu dessen Bestimmung neue, umfangreiche Versuchsreihen nötig wären, zu denen vorläufig die Zeit fehlte.

Um nun zu den äußerlich Indifferenz hervorrufenden Induktionszeiten zurückzukehren, so ist die Variationsmöglichkeit dieser Zeiten bei der schwächsten Beleuchtung, die noch Indifferenz hervorruft (etwa 200 cm) am größten, weil sie, absolut genommen, von da mit Steigerung der Intensität des Lichtes von hinten mehr abnimmt als sie von vorne wächst. Die relative Ab- und Zunahme verhält sich dagegen umgekehrt. Die Minimalzeiten, an sich kurz, nehmen bei sinkender Lichtintensität verhältnismäßig stark zu, die langen Maximalzeiten dagegen relativ wenig ab. Die graphische Darstellung (Fig. 3) zeigt diese Verhältnisse nicht richtig, weil sie aus Mangel an Raum verschieden stark zusammengezogen werden mußte. (Vgl. Figurenerklärung.) Wie das Verhalten bei sehr viel größeren Lichtintensitäten wäre, läßt sich vorerst nicht vorraussagen, denn extrapolieren darf man bei physiologischen Kurven nicht und Experimente stehen mir nicht zur Verfügung.

Bei schwächerer Beleuchtung, etwa von 200 cm ab, tritt Indifferenz überhaupt nicht mehr auf, und jede, die Präsentationszeit übersteigende einseitige Belichtung hat eine mit ihrer Dauer wachsende heliotropische Nach-

[1]) Über die Konstanz der Stimmung und die Definition der Stimmungshöhe aus der Bestimmung der Präsentationszeiten siehe weiter unten S. 26.

wirkung. An den vorderen und hinteren Grenzen der Indifferenzfläche (vgl. Fig. 3) treten schwache Krümmungen auf, die aber bald zurückgehen. Bei 200 cm, wo eine vollkommene Indifferenz nicht mehr zu erzielen

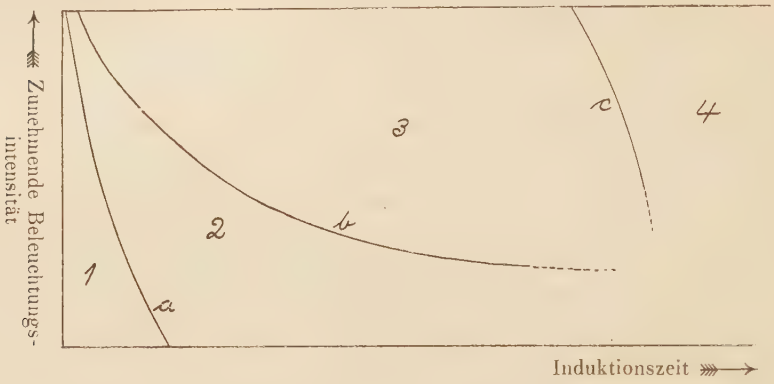


Fig. 3. Die Abscissen-Maße der Kurven sind von der ersten zur letzten steigend zusammengezogen.

1. Gebiet der unterschwelligen Belichtungen.
2. Positive Krümmung durch Überschreiten der Präsentationszeit.
3. Ausbleiben der Reaktion (Indifferenzfläche).
4. Definitiv positive Krümmung nach Erhöhung der Stimmung.

war, verschwimmen diese Grenzen ineinander, so daß sich der Einfluß der Gegentendenzen nur darin zeigt, daß die bei den mittleren Induktionszeiten von 1—30 Min. auftretenden Krümmungen schneller zurückgehen als die bei kürzerer und bei längerer Belichtung. Schließlich, nach etwa 2¼ Stunden, zeigen nur noch die Keimlinge, die mindestens 40 Min. belichtet worden sind, eine positive Krümmung, während alle anderen gerade oder in Rückkrümmung begriffen sind.

Betrachten wir nun die Reaktionen etwas eingehender, welche durch einseitige Belichtung hervorgerufen werden, die länger als die Präsentationszeit aber kürzer als die kürzeste, Indifferenz verursachende Reizung ist.

Mit Überschreitung der Präsentationszeit wird die Reaktionszeit kaum merklich verkürzt, die Krümmungen werden aber deutlicher und gehen nicht so schnell zurück. Schließlich kommt, mit der Annäherung an die Grenzlinie der Indifferenz, eine Belichtungszeit, wo im Gegenteil, trotz anfänglicher deutlicher Krümmung, die die bei Belichtung von Präsentationszeitdauer an Stärke übertrifft, nach einiger Zeit eine Gegenbewegung einsetzt, die bald zu S-förmiger Krümmung führt. Diese schlägt häufig in eine Form um, die man ohne weiteres für eine rein negative Krümmung halten würde, wenn man ihre Entstehung nicht kennte. Offenbar geht die, inzwischen tiefer gerückte, primäre positive Krümmung autotropisch schneller zurück als die später einsetzende negative Spitzenreaktion.

Die Natur der letzteren konnte nicht ganz aufgehellt werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sie eine wirkliche negative Reaktion darstellt. Die Gründe für diese Auffassung sollen im theoretischen Teile dar-

gelegt werden. Daß die Gegenkrümmung nicht rein autotropisch ist, geht daraus hervor, daß sie um so früher bemerkbar wurde, je länger die Belichtung war, während die eigentliche Gegenreaktion erst nach dem Ausklingen der primären Reizung erscheint, sodaß also der autotropische Ausgleich um so früher erfolgt, je kürzer die Reizung ist. Außerdem setzt sie an der Spitze ein, während die eigentlichen Ausgleichskrümmungen nur das gestörte Gleichgewicht wiederherstellen und die gekrümmte Zone gerade richten. Ganz besonders spricht aber gegen diese Erklärung, daß die Gegenkrümmungen oft energischer waren, als die Zukrümmung, ja daß selbst dann, allerdings schwache, negative Reaktionen beobachtet werden konnten, wenn eine positive Krümmung vorher nicht sichtbar ausgeführt worden war. An geotropische Reaktion, die etwa durch die Abweichung von der Vertikalen hervorgerufen worden sein könnte, war somit auch nicht zu denken. Die rein negativen Spitzenkrümmungen traten besonders, aber nicht immer nur dann auf, wenn die Belichtung nicht wesentlich länger gewesen war als sie zur Verhinderung positiver Krümmungen sein mußte. Über die Entstehungsbedingungen ist aber doch keine völlige Klarheit erlangt worden.

Ich habe demnach auch die Frage nicht definitiv entschieden, ob diese schwach negativen Krümmungen, die bei einer gewissen Induktionszeit auftreten, wirklich wesensgleich mit den von N. I. C. Müller, Oltmanns und Figdor beobachteten bei weit stärkerer Dauerbelichtung sind. Jedenfalls muß der Umstand hervorgehoben werden, daß, wie bei dauernder starker Belichtung in einer gewissen Beleuchtungszone (im sog. Optimum von Oltmanns) die Krümmungen verhältnismäßig lange ausbleiben und bei noch stärkerer Beleuchtung selbst negative Krümmungen auftreten, die später auch in positive übergehen können, so hier bei schwächerer Beleuchtung und verschieden langer Induktion erst Indifferenz und dann sogar negative Reaktion hervorgerufen wird, bei noch längerer aber wiederum positive. Eine große Übereinstimmung scheint mir da zweifellos vorhanden.

Alle bisher beschriebenen Versuche sind mit Keimlingen von *Avena sativa* angestellt worden. Um mich zu vergewissern, daß diese in ihrem Verhalten nicht einzeln dastehen, wurden zum Vergleich andere Objekte, wie *Brassica Napus, Hordeum sativum, Panicum miliaceum, Secale cereale, Agrostemma Githago* und *Lepidium sativum* herangezogen. Alle zeigten sich unempfindlicher als der Hafer, d. h. es bedurfte zur Erzielung der entsprechenden heliotropischen Wirkung einer größeren Lichtintensität. So konnte vorübergehende Indifferenz nur bei den drei ersten einwandfrei nachgewiesen werden. Daß die anderen sie nicht zeigten, glaube ich nur auf die schwache Lichtintensität resp. zu geringe Empfindlichkeit zurückführen zu dürfen (vgl. Protok. 6).

Als das bemerkenswerteste Resultat dieser Untersuchungen möchte ich hervorheben, daß bei einer gewissen Stärke der Beleuchtung das anfangs induzierte positive Krümmungsbestreben, wie es bei Unterbrechung der Belichtung nachträglich zum Vorschein

kommt, wieder ausgelöscht wird und sogar in negatives umschlagen kann. Positive Krümmung tritt dann erst wieder ein, nachdem eine ganze Reihe von wechselnden inneren Zustands- und Stimmungsperioden durchlaufen ist. Mit allem Vorbehalt möchte ich hier an die Nachbilder des Auges bei kurzer starker Belichtung erinnern, ohne den Vergleich weiter zu verfolgen.

V. Analogien aus anderen Reizgebieten.

Auch auf rein botanischem Gebiete darf uns die geschilderte Sachlage nach unseren derzeitigen Kenntnissen nicht zu sehr überraschen. Denn wenn Blaauw positive Reaktionen nach sehr kurzer Reizung bei Lichtintensitäten gefunden hat, die, dauernd einwirkend, mindestens sehr verspätete Reaktion oder Indifferenz, wahrscheinlich aber sogar negative Krümmung hervorgerufen hätten[1]), so ist das auch nur in der oben dargestellten Weise zu verstehen. Das anfangs induzierte Bestreben zu positiver Reaktion muß wieder zu nichte gemacht werden, wenn die intensive Belichtung andauert. Vielleicht hören wir in der Beziehung noch genaueres, wenn Blaauw seine Ergebnisse ausführlich mitteilt. Es bedurfte also eigentlich nicht einmal meiner Befunde, um zu dieser Erkenntnis zu kommen. Die Sache scheint aber jetzt klarer und die Ergebnisse stützen sich gegenseitig in wünschenswerter Weise.

Um das Bild noch mehr abzurunden, sei an folgende ältere Beobachtungen erinnert. Strasburger, dem wir für die Lehre von der Lichtstimmung soviel verdanken, findet (20, S. 55) eine „Nachwirkung der Dunkelheit" bei neuer Reizung insofern, als „die das Licht zuvor fliehenden, am negativen Rande des Tropfens angesammelten Schwärmer (verschiedener Algen) sich jetzt in entgegengesetzter Richtung in Bewegung setzen. Sie gelangen oft bis zur Mitte des Tropfens, um dann umzukehren". Die Nachwirkung geht hier schnell vorüber. Es genügt aber auch eine kurze Verdunkelung, um diese Wirkung hervorzurufen. Mir scheint diese Beobachtung so zu deuten, daß nach meiner jetzigen Ausdrucksweise die Schwärmer in Dunkeladaptation auf eine kurze Belichtung mit intensivem Lichte zwar positiv reagieren, aber bald durch die Dauer der Belichtung veranlaßt werden (erst indifferent und dann) negativ phototaktisch zu werden. Ich sehe also in dieser Nachwirkung eine, wenn auch kurz dauernde, Stimmungsveränderung, die durch Sauerstoffentzug, wie Strasburger zeigt, dauernder gemacht werden kann. Letztere Tatsache dürfte weitere Untersuchung lohnen, wie überhaupt diese Probleme mit phototaktischen Organismen neu aufgenommen werden sollten. Am meisten Material bieten Loebs (12) Untersuchungen. Er zeigte neuerdings, daß man durch Belichtung mit einer Quarzquecksilberlampe *Balanus-*

[1]) Dies ergibt sich aus dem Vergleich mit den von Oltmanns angewendeten Lichtintensitäten, sowie daraus, daß die von jenem benutzten *Hordeum*-Keimlinge weniger empfindlich sind, als solche von *Avena*.

Nauplien (das sind Krebslarven), negativ heliotropisch machen kann und daß dieser negative Heliotropismus auch bei schwächerem Lichte einige Zeit bestehen bleibt. Darin kann man wiederum einen Beweis für die Anschauung sehen, daß ein Organismus nicht an sich positiv oder negativ gegen eine bestimmte Lichtintensität reagiert, sondern erst durch die Belichtung in diesen Zustand gerät, der sie eventuell auch überdauern kann. Diese Dauer ist freilich bei verschiedenen Organismen als sehr verschieden anzunehmen. Da hierzu noch die positive Reaktion bei intensivem Lichte vor und nach der Helladaptation kommt, deren Dauer auch wieder stark variieren kann, so ist es nicht zu verwundern, wenn die in der Literatur verstreuten Beobachtungen zunächst ein scheinbar nicht zu entwirrendes Chaos darstellen.

In einer älteren Arbeit hat Loeb zusammen mit Groom (7) einen noch wertvolleren Beitrag zu unserem Thema geliefert. Die Verfasser fanden nämlich, daß „1. die Nauplien (von *Balanus*), wenn sie längere Zeit im Dunkeln gewesen sind, ausnahmslos positiv heliotropisch werden, und zwar gegen direktes Sonnenlicht sowohl wie gegen diffuses Himmelslicht oder gegen Lampenlicht; daß 2. aber Licht von einer genügenden Intensität, wenn es einige Zeit auf die Nauplien eingewirkt hat, dieselben ausnahmslos negativ heliotropisch macht; je stärker das Licht ist, um so rascher erfolgt diese Umwandlung." (S. 166.) „Das Paradoxe der Erscheinung liegt in dem Umstande, daß längerer Aufenthalt in direktem Sonnenlichte, welches die Tiere am schnellsten negativ heliotropisch macht, bei dieser Versuchsanordnung die gleiche Nachwirkung hat, wie längerer Aufenthalt in einem lichtleeren Raume: in beiden Fällen sind die Tiere, wenn man sie in diffuses Tageslicht zurückbringt, positiv heliotropisch, um nach einiger Zeit . . . . wieder negativ heliotropisch zu werden". Das entspricht offenbar dem Verhalten der heliotropischen Keimlinge, die auch positiv anstatt negativ reagieren, wenn sie höher gestimmt sind und andererseits bei tiefer Stimmung im Anfang der Reizung mit starkem Lichte positives Krümmungsbestreben zeigen, das sich dort nur durch Unterbrechung der Beleuchtung nachweisen läßt. (Siehe auch den theoretischen Teil S. 46.) Groom und Loeb sagen weiter: „Es wäre möglich, durch eine Theorie die scheinbare Disharmonie beider Tatsachen zu beseitigen; eine derartige Theorie hat uns in der Tat auch zur Anstellung der entscheidenden Versuche geführt —, wir wollen aber in dieser Abhandlung nur die Tatsachen darlegen." (S. 171.) Leider ist diese Theorie meines Wissens auch später nicht veröffentlicht worden. Jedenfalls geht für die Verfasser aus den Untersuchungen hervor, „daß es falsch wäre, schlechthin zu behaupten, die Tiere seien bei starkem Lichte negativ, bei schwachem Lichte positiv heliotropisch." (S. 168.) Und doch ist das bis heute die herrschende Meinung, obwohl seitdem (1890) 18 Jahre verstrichen sind und sich die heliotropischen Keimpflanzen offenbar ebenso verhalten.

Wie steht es nun aber in der Beziehung mit der Netzhaut? Positive und negative Reaktionen gibt es da zwar nicht, es kann aber immerhin die

Frage aufgeworfen werden, ob auch dort die für eine intensive Wirkung charakteristischen Einflüsse eine gewisse Zeit brauchen, um sich geltend zu machen und ob nicht vor Ablauf dieser Zeit dort ebenfalls Reizwirkungen entstehen wie sie bei längerer Einwirkung ein schwächerer Reiz hervorruft. Abgesehen von den Tatsachen des Talbotschen Gesetzes[1]) haben wir die Untersuchungen von Bloch und besonders von Charpentier, welche zeigen, daß ein intensiver Lichtreiz, falls er kurze Zeit einwirkt, nicht die volle Erregungshöhe induziert, sodaß also der Eindruck ein schwächeres Licht vortäuscht. Und zwar ist dessen Stärke bis zu einer gewissen Grenze proportional der Einwirkungszeit, sodaß auch dort wie bei der heliotropischen Pflanze an der Reizschwelle das Produkt aus Intensität und Zeit konstant ist. Bei längerer Einwirkung eines solchen Lichtes aufs Auge nähert sich dann die Erregungshöhe der, die bei dauernder Belichtung erreicht wird. Aus diesen Ergebnissen und aus der Gültigkeit des Gesetzes von Talbot auch für sehr intensives Licht kann man schließen, daß auch die Blendungserscheinungen, die einige Ähnlichkeit mit denen der Indifferenz und negativen Reaktion haben, eine gewisse Dauer der Einwirkung voraussetzen. Ein dunkel adaptiertes Auge sieht bei einem Blitze mehr als es sehen würde, wenn dieselbe Lichtintensität einige Sekunden anhielte. Es ist in diesem Falle keine Zeit zur Blendung, durch die das Auge untüchtiger würde, bis es durch Stimmungserhöhung seine bei dem betreffenden Lichte optimale Sehschärfe erlangt hätte[2]).

Sehen wir uns nun nach Analogien auf anderen Reizgebieten um, so ist von dem meist untersuchten Geotropismus nichts dergleichen zu erwarten, weil überhaupt keine Umstimmung durch die Schwerereizung bekannt ist, wohl aber wäre die chemische Reizbarkeit zum Vergleich heranzuziehen. Bei der Chemotaxis ist freilich die zeitliche Abgrenzung einer Reizwirkung kaum möglich, und wir finden daher dort nur, daß eine Substanz, die bei großer Verdünnung positive Reaktion veranlaßt, bei Erhöhung der Konzentration abstoßend wirkt. Günstiger liegt die Sache beim Chemotropismus, der durch W. Polowzow (21) einem eingehenderen Studium erschlossen ist. Mit ihrer Methode der Diffusion durch Tonrohre ist es möglich, die Einwirkung quantitativ und zeitlich zu beschränken. Sie findet, daß Reize von einer gewissen Intensität (S. 54) nur negative Krümmungen und schwächere, von ihr durch Intermittenz hergestellte (S. 179), nur positive hervorrufen. Dazwischen befindet sich ein Gebiet, in dem anfangs eine schwache Zu-

[1]) Dieses besagt, daß intermittierendes Licht um so viel schwächer wirkt, als die eingeschobenen Dunkelpausen betragen. Der physiologische Effekt ist also gleich dem Produkt aus Lichtintensität und Einwirkungszeit, woraus sich ergibt, daß die Wirkung um so geringer ist, je kürzer der Einzelreiz dauert.

[2]) Diese Ausführungen sollen vorläufig nur auf eine Ähnlichkeit hinweisen, ohne daß ich behaupten will, daß eine innere Wesensgemeinschaft zwischen den beiden Gebieten bestehe. Dazu fehlen wohl noch zu sehr die Tatsachen, die aber nicht allzuschwer zu beschaffen sein dürften.

krümmung eintritt, die später in das Gegenteil umschlägt. Wir sehen auch da, daß stärkere Reize im Anfange so wirken, wie schwächere nach längerer Induktion, so daß es möglich ist, die dadurch hervorgerufene positive Reaktion mit dem Mikroskop zu verfolgen, falls die richtige Reizintensität gewählt wird. Wird zur rechten Zeit der Gasstrom abgestellt, „ehe die zeitliche Reizschwelle für die negative Krümmung erreicht ist, so kommt nur eine ausgeprägte positive Krümmung zustande“ (S. 53). Ist der Strom zu stark, so ist bei dauernder Einwirkung nur negative Krümmung zu beobachten. Die sich hier anschließenden, durch die Analogie mit dem Phototropismus angeregten Fragen wären hauptsächlich, ob bei einer bestimmten Induktionszeit auch Indifferenz hervorgerufen wird und ob eine negative Reaktion durch Erhöhung der Stimmung auch wieder in positive umschlagen kann. Daß die negative Reaktion nicht durch die Reizintensität als solche hervorgerufen, sondern erst durch die dauernde Einwirkung des relativ starken Reizes erzeugt wird, geht auch dort (vgl. oben S. 25) aus den Versuchen mit intermittierender Reizung hervor, wo rein positive Krümmung durch einen unterbrochenen Gasstrom bewirkt wird, der bei konstanter Diffusion negative Reaktion auslösen würde (S. 179 ff.). Aus all' dem wird geschlossen, „daß die positiven Krümmungen nicht als erstes Stadium des Prozesses angesehen werden dürfen, sondern als eine selbständige Reaktion auf die kurze Einwirkungsdauer der kleinen Mengen der einwirkenden CO_2“.

Die Ähnlichkeit mit dem, was ich beim Heliotropismus feststellen konnte, scheint mir recht einleuchtend. Wir sehen also bei zwei Reizgebieten, wo das Auftreten positiver oder negativer Reaktion von der Stärke des Reizes abhängt, daß 1) der schwache Reiz Zukrümmung, der starke Wegkrümmung bedingt, 2) die negative Reaktion erst durch das Andauern des Reizanlasses hervorgerufen wird, indem eine gewisse Intensität der Einwirkung bei kurzer Dauer denselben Effekt hat, wie eine schwächere bei längerer, 3) daß die negative Reaktion bei intensivem Reiz die anfänglich induzierte positive ganz auslöschen kann.

VI. Einfluß der Stimmung auf die Präsentationszeit.

Die Frage, die sich nun darbot, betraf das Verhältnis der Präsentationszeiten zu den früher studierten Stimmungs-Phänomenen. Als Grundlage dazu suchte ich mir eine Vorstellung von der Länge der Präsentationszeiten bei *Avena sativa* und der Gültigkeit des von Fröschel (6) konstatierten Gesetzes zu verschaffen. Dieses besagt, daß das Produkt aus Lichtintensität und Präsentationszeit für jede Pflanzenart einen konstanten Wert hat. Ich benutzte dazu nach einigen Vorversuchen die Beleuchtung in solcher Entfernung von der Nernstlampe, daß die Präsentationszeiten nicht unter das mit meinen einfachen Mitteln konstatierbare Maß hinabgingen. In dem so leider beschränkten Beleuchtungsintervall fand ich das Gesetz gültig. Weitere Unter-

suchungen, die geplant waren, wurden dann durch die Veröffentlichung der Blaauw'schen Ergebnise (30) überflüssig.

Tabelle 3.

Präsentationszeiten von *Avena sativa*.

Entfernung von der Nernstlampe in cm	Gefunden	Berechnet mit Zugrundelegung des Wertes 20″ für 800 cm
150	$< 1''$	0,7″
300	etwa 2″; 2—3″	2,8″
500	8—10″	8″
600	etwa 9″; 10″; $> 10''$; 11—13″	11″
700	$< 16''$; etwa 17″; 15—16″	15″
800	15—20″; 20—25″; 15—20″; 20—22″	20″

Zum Vergleich mit den von Fröschel gefundenen Präsentationszeiten wurde in 800 cm von der Nernstlampe eine Bestimmung mit *Lepidium sativum* gemacht. Sie ergab, daß erst nach 8 Minuten langer Belichtung Reaktion eintrat, daß also nach Fröschels Ausdrucksweise *Avena* etwa 25 mal so empfindlich ist als *Lepidium*. Nachdem so die Präsentationszeiten bei der niedrigsten Stimmung, die möglich ist, bekannt waren, konnte ich dazu übergehen, den Einfluß einer willkürlichen Stimmungserhöhung zu prüfen.

Es war nun bekannt, daß Reaktionszeit wie Präsentationszeit mit steigender Lichtintensität kürzer werden, und daß erstere durch die Stimmungsadaptation ebenfalls sinkt. Es mußte sich daher die Frage ergeben, wie denn die Präsentationszeit von der heliotropischen Stimmung abhängig ist. Sowohl Fröschel wie Blaauw haben nur mit etiolierten Keimlingen gearbeitet und eine Belichtung vor der heliotropischen Reizung nach Möglichkeit vermieden. Wie stellt sich aber die Sache, wenn der Pflanze absichtlich eine höhere Stimmung verliehen wird als sie hat, wenn sie aus dem Dunkeln kommt?

Eine Prüfung dieser Verhältnisse war nun auf zweierlei Weisen zu erreichen. Entweder konnten die Versuchskeimlinge bei verschiedenen Lichtintensitäten unter Drehung bis zur Konstanz der Stimmung belichtet werden, und es konnte dann die Präsentationszeit bei einer bestimmten anderen Lichtintensität gemessen werden. Oder aber es konnte der zeitliche Verlauf der Umstimmung in seinem Einfluß auf die Größe der Präsentationszeiten zu bestimmen gesucht werden. Falls dann die Vorbelichtung eine Wirkung auf die Präsentationszeit hatte, so mußte es sich zeigen, wie lange sie dauern mußte, um diesen Einfluß auszuüben und wie er sich eventuell mit der Zeit verstärkte. Ich wählte die zweite Methode, weil ich hoffte, daß sie gleich einen tieferen und interessanteren Einblick in die Umstimmungsvorgänge erlauben würde, und weil ich vorher nicht wissen konnte, wann Konstanz der Stimmung erreicht sei Eine längere Rotation war zu vermeiden, weil dabei eine Verschlechterung des Versuchsmateriales nie ganz zu verhindern

war. Die Belichtung hindert das Wachstum, gegenseitige Beschattung führt zu unkontrollierbaren Krümmungen und so fort. Gutes gerades Material von größter Zuverlässigkeit war aber, wie sich bald herausstellte, für diese Versuche unerläßlich. In den Bestimmungen der Präsentationszeiten können sonst zu leicht Irrtümer entstehen.

Es waren a priori folgende Möglichkeiten für einen eventuellen Einfluß der Stimmungserhöhung auf die Präsentationszeit zu bedenken:

1. Die Pflanze konnte während der Adaptationszeit wirklich völlig indifferent gegen einseitige Lichtreizung sein. Dann mußte die Präsentationszeit immer mindestens gleich der Umstimmungzeit sein und mit der Annäherung der Stimmung sinken. Diese Möglichkeit ist nach den neueren Befunden, besonders von Blaauw, nicht verwirklicht.
2. Die Stimmungsveränderung konnte ohne Einfluß auf die Präsentationszeit sein. Das war aber nach den an der Netzhaut gemachten Erfahrungen wenig wahrscheinlich. Das Produkt aus Lichtintensität und Belichtungszeit, die „Lichtmenge", die für den physiologischen Eindruck eines Lichtreizes maßgebend ist, hat nämlich nach Charpentier (1, S. 340) umso weniger Wirkung, je unempfindlicher die Netzhaut durch vorhergehende Belichtung ist, woraus auch für die Pflanzen wahrscheinlich wird. das Zutreffen der letzten Möglichkeit:
3. Die Präsentationszeit bei einer gegebenen Lichtintensität wächst mit steigender Stimmung, wie ich das schon früher annahm (22, S. 301).

Ich habe in meiner ersten Mitteilung die Anschauung vertreten, daß die schnellere Reaktion solcher Keimlinge, die an eine gewisse Lichtintensität gewöhnt sind, auf einer Art von Adaptation beruhe, ähnlich wie das für die Netzhaut bekannt ist. In der Sinnesphysiologie des Auges wird der Gang der Helligkeitsanpassung der Netzhaut mit Hilfe von Intensitätsschwellenbestimmungen verfolgt, wie das z. B. Piper (20) getan hat. Er bestimmte im Verlauf der Dunkeladaptation periodisch die geringste, gerade noch unterschiedene Helligkeit einer Fläche, die verschieden stark beleuchtet werden konnte. Solche Messungen sind bei Pflanzen selbstverständlich unmöglich, da bis zur eintretenten Reaktion die Stimmung längst wieder verändert sein würde. Möglich sind dagegen Bestimmungen der Präsentationszeit, weil hierzu nur verhältnismäßig kurze Belichtungen erforderlich sind. Da nun nach den Untersuchungen von Fröschel und Blaauw das Produkt aus Präsentationszeit und Beleuchtungsstärke konstant ist, also in beiden Fällen im Grunde Lichtmengen-Schwellenbestimmungen gemacht werden, so können beide Methoden als analog betrachtet werden.

Allerdings wird auch bei diesen Versuchen während der Exposition die Stimmung verändert. Wenn man aber anstatt der von Piper studierten Dunkeladaptation den umgekehrten Vorgang untersucht, so wird die Veränderung der Stimmung in derselben Richtung fortschreiten und so das Bild weniger stören. Jedenfalls wird ein deutliches Resultat dann zu er-

warten sein, wenn zur Bestimmung der Präsentationszeit dieselbe Lichtintensität benutzt wird wie zur Erhöhung der Stimmung der aus dem Dunkeln kommenden Pflanzen, da unter diesen Umständen die Präsentation nur wie eine Verlängerung der unter Rotation bewirkten Vorbelichtung wirken wird. Die absoluten Zahlen für die Vorbelichtungs- und die Präsentationszeit werden freilich so nicht zu ermitteln sein, da beide Zeiten ineinander übergehen; aber die relativen Werte werden doch auch einen gewissen Einblick in das innere Geschehen ermöglichen. Unter diesen Umständen wird die eigentliche Vorbelichtungszeit größer als die Rotationszeit, aber kleiner als die Summe von Rotationszeit und Expositionszeit sein. Die Präsentationszeit wird kleiner als die Expositionszeit sein. Beide Werte sind umso näher zu bestimmen, je kleiner das Verhältnis von Präsentations- zur Vorbelichtungszeit ist. Leider war es in Wirklichkeit ziemlich groß, da die Präsentationszeiten mit der Belichtungszeit schnell wachsen. Die Resultate ergeben daher nur ganz annähernd ein Bild von dem Ansteigen der Stimmung. Vielleicht wäre es doch besser gewesen, die Präsentationszeiten bei einer höheren Lichtintensität zu messen, als sie der Vorbelichtung diente. Das bleibt der Zukunft vorbehalten.

Eine andere größere Schwierigkeit lag darin, daß das Material, das bisher bei allen Reaktionszeit- und Grenzbestimmungen so schön übereinstimmende Werte gegeben hatte, sich bei diesen neuen Versuchsreihen als außerordentlich „launisch“ erwies, so daß auch unter Zuhilfenahme mehrerer Einzelbestimmungen keine ganz befriedigende Übereinstimmung erhalten werden konnte.

Die Versuche fanden in der Weise statt, daß immer vier möglichst gleichmäßige Töpfchen mit *Avena*-Keimlingen von $2^1/_2$—$3^1/_2$ cm Länge bei einer relativ schwachen Beleuchtung, die keine täuschende Indifferenz mehr hervorrufen konnte[1]), eine gewisse Zeit rotiert wurden, daß dann der Klinostat angehalten und nun in bestimmten Zeitabständen ein Topf nach dem anderen ins Dunkle gestellt wurde. Nach 90 Minuten begann die Prüfung der Resultate bei gelbrotem Lichte und wurde dann alle 10 oder 15 Minuten wiederholt[2]).

Vorbelichtung und Präsentationszeit.

Tabelle 4.

Auerlampe 100 cm, Dämpfungsscheiben II + IV.

Vorbelichtung		Präsentationszeit	
0	Min.	8— 10	Sek.
1	„	20— 30	„
2	„	110—120	„
3	„	140—160	„
5	„	etwa 6	Min.
10	„	6—8	„
20	„	6—8	„

[1]) Gelbscheibe II + IV, 100 cm v. d. Auerlampe, vgl. Methodik S. 5.

[2]) Auch hierbei wurden manchmal schwach negative Krümmungen ohne vorher gehende positive beobachtet, über deren Ursache ich nichts zu sagen weiß, da sie nicht weiter verfolgt wurden.

Tabelle 5.

Nernstlampe ohne Dämpfung.

Vorbel.	Entfernung von der Lichtquelle 150,	300,	600,	800 cm	
0 Min.	< 1″	3″	11″	20″	
5 „	1′	1—1,5′	1—1,5′	1,5—2′	Präsentationszeiten
10 „	2′	3′	3′	3—4′	
15 „	2′	3—4′	3—4′	4′	
20 „	2′	3—4′	3—4′	4′	
4 Stden.	2′	3—4′	3—4′	4′	

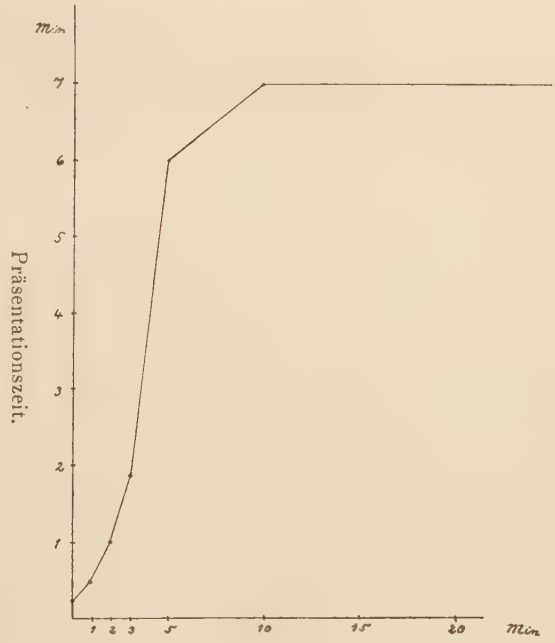
Die Versuche ergaben mithin folgende gesicherte Resultate[1]):

1. Durch Belichtung wird die Präsentationszeit verlängert, sodaß deren Dauer als Maß der Stimmungshöhe dienen kann.

2. Diese Verlängerung der Präsentationszeiten erfolgt vom Beginn der Vorbelichtung anfangs langsam, dann schneller und schließlich wieder langsamer.

3. Schon nach etwa 20 Minuten konnte bei den gewählten Lichtintensitäten eine weitere Veränderung der Präsentationszeiten nicht mehr konstatiert werden, so daß diese auch nach vier Stunden Belichtungszeit nicht größer waren, als nach 20 Minuten dauernder.

Die Wiederabnahme der Präsentationszeiten nach der Verdunkelung erfolgt weit langsamer, so daß z. B. nach 10 Minuten Rotation am Licht und 10 Minuten Verdunkelung länger gereizt werden muß, um Krümmungen zu erzielen, als wenn die Pflanzen nie ans Licht gekommen wären.



Vorbelichtung.
Fig. 4.

Über die Kurve des Absinkens kann ich noch keine genauen Angaben machen, da ich bisher nur wenige Bestimmungen angestellt habe. Ich hoffe aber die Untersuchungen in der Richtung weiter ausbauen zu können, wenn es gelingt, der starken individuellen Schwankungen irgendwie Herr zu

[1]) Vgl. Protok. Nr. 9, Tab. 4 u. 5 und Fig 4.

werden. Sonst bleibt nichts anderes übrig, als eine weit größere Anzahl von Einzelbestimmungen zu sammeln. Denn die Sache scheint mir an sich wichtig genug, selbst eine größere Mühe zu lohnen. Ferner habe ich bisher auch darüber keine Klarheit erlangt, ob die Stimmung nach einmaliger Belichtung jemals wieder auf den tiefsten Stand, wie er bei völliger Erziehung im Dunkeln vorliegt, zurückgeht. Da man bei nicht zu hoher Temperatur (14—15 °) die *Avena*-Keimlinge relativ lange gebrauchsfähig erhalten kann[1]), so ist diese Frage angreifbar, wenn auch wegen der sich möglicherweise mit dem Alter ändernden Eigenstimmung vielleicht nicht ganz lösbar. Eine andere Frage ist die, inwiefern mit der Präsentationszeit ein wirkliches Maß der Stimmungshöhe gegeben ist, oder, da absolute Messungen dieser Eigenschaft an sich ja nicht möglich sind, ob der Stimmungsverlauf mit einer eventuell zu findenden anderen Meßmethode, die mir bis jetzt nicht zur Verfügung steht, sich anders darstellen würde. Es wäre z. B. möglich, daß auch dann, wenn die Präsentationszeit sich durch eine Belichtung von bestimmter Intensität nicht mehr ändert, wenn also, mit diesem Maße gemessen, Konstanz der Stimmung eingetreten ist, doch noch Stimmungsveränderungen vor sich gehen, die vielleicht auf andere Weise nachgewiesen werden könnten.

Eine experimentell angreifbare Seite dieser Frage ist die, ob das Absinken der Stimmung nur von der durch die Länge der Präsentationszeit definierten Stimmungshöhe abhängt oder ob nicht vielmehr ein gewisser Zustand länger erhalten bleibt, wenn die ihn bewirkende Belichtung länger angedauert hat als zur Erreichung der sogen. Konstanz nötig ist. Bei langen Belichtungszeiten wird das zweifellos so sein[2]), solche Versuche habe ich jedoch bis jetzt nicht angestellt. Bei kurzer Belichtung und nachträglicher Verdunkelung habe ich einige wenige gemacht, die den Einfluß der vorhergehenden Belichtungsdauer nur schwach zeigten. Doch müßten diese Versuche, wie überhaupt die über das Absinken der Stimmung, noch wesentlich erweitert werden. Das angegebene kann nur zur Orientierung dienen. Immerhin geht daraus hervor, daß das Absinken der Stimmung langsamer erfolgt als das Ansteigen! Denn nach 10 Minuten Belichtung und 10 Minuten Verdunkelung ist nicht der Anfangszustand erreicht, wie er bei den aus völliger Finsternis kommenden Pflanzen vorliegt; sondern ein Zustand — soweit er sich aus der Präsentationszeit erschließen läßt — der etwa einer Belichtung von etwas weniger als 2 Minuten entspricht. Den gleichen Schluß habe ich früher aus Reaktionszeitversuchen gezogen (22, S. 285) und dasselbe gilt auch für die Netzhaut.

[1]) Bei etwa 20—22 ° sind sie eigentlich nur einen Vor- oder Nachmittag brauchbar, weil die große Periode zu schnell vorübergeht und die Coleoptile durchbrochen wird.

[2]) Entsprechende Resultate liegen von Rabinowitsch für die Netzhaut vor (26). Es muß also die gegenteilige Angabe auf S. 299 meiner älteren Arbeit, die sich auf Piper stützte, berichtigt werden.

Das Hauptresultat der in diesem Kapitel beschriebenen Versuche ist jedenfalls das, daß die Pflanze durch Erhöhung ihrer Stimmung in einen Zustand gerät, in dem bei gleichbleibender Lichtstärke eine Belichtung von größerer Dauer erforderlich ist, um Reaktion hervorzurufen. Offenbar ist unter diesen Umständen zur Erzielung desselben physiologischen Effektes eine größere Licht- oder vielmehr Beleuchtungsmenge nötig, als bei niedrigerer Stimmung. Entsprechend fand Charpentier (1, S. 193) „Plus que cette »masse« de lumière nécessaire est considérable, plus la sensibilité lumineuse est faible, et réciproquement". Dieser Schluß wird aus Versuchen gezogen, in denen gezeigt wird, daß bei einer gewissen Helladaptation entweder die Intensität oder die Dauer der Belichtung erhöht werden muß, um denselben Gesichtseindruck zu erzielen, der bei Dunkeladaptation beobachtet worden war. Wir sehen also auch hier eine Analogie zwischen heliotropischer Stimmungserhöhung bei Pflanzen und Helladaption der Netzhaut des menschlichen Auges.

Was die Kurve des Anstieges betrifft, so ist diese für die Netzhaut von Lohmann (13) bestimmt worden. Weil aber die Helladaptation viel schneller erfolgt als der umgekehrte Vorgang und außerdem während der ersten Zeit nach Beginn der Belichtung die Nachbilder eine Einstellung der Schwellenwerte nicht erlauben, ist diese Kurve nicht mit der Bestimmtheit anzugeben, wie sie Piper für die Dunkeladaptation erreicht hat. Ihr erster Teil fehlt ganz, weil die störenden Nachbilder anfangs die Schwellenbestimmung unmöglich machten. Es kann also nicht gesagt werden, ob auch dort wie bei der Piperschen Kurve für negative Adaptation und meiner für positive bei Pflanzen, der raschen Veränderung ein Zeitabschnitt vorangeht, in dem die Wirkung noch relativ gering ist. Im weiteren Verlaufe entspricht die Lohmannsche Kurve der meinen und der Pipers, indem die Veränderung in der Zeiteinheit immer geringer wird, bis Konstanz eintritt. Es ist anzunehmen, daß es möglich wäre, die Helladaptation der Netzhaut, weniger gestört durch Nachbilder, schon von einem früheren Stadium ab zu verfolgen, wenn man mit geringeren Lichtintensitäten arbeitete, — so wie ich mich auch gezwungen sah, eine verhältnismäßig schwache Beleuchtung zu benützen, um Indifferenzen zu vermeiden. Unter diesen Umständen dürfte die Kurve dieselbe Übereinstimmung mit der meinigen zeigen, wie es die Pipersche wirklich tut. Doch ist diese Prophezeiung natürlich von Gewißheit weit entfernt.

Schließlich sehe ich in dem Ergebnisse, daß die zur heliotropischen Reaktion führende mindeste Beleuchtungsmenge mit der Stimmung steigt, einen neuen Beweis dafür, daß keineswegs bei etiolierten Keimlingen die Lichtempfindlichkeit geschwächt ist und dadurch etwa die verlängerten Reaktionszeiten bei starker Beleuchtung herrühren können, eine Hypothese, die Fitting in seinem Referate anführt (4, S. 326). Es verhält sich vielmehr umgekehrt, es wird, wenn man so sagen will, durch Aufhebung der Dunkeladaptation die Lichtempfindlichkeit geschwächt.

VII. Auf die Induktion folgende allseitige Belichtung.

Will man die Induktionswirkungen beim Heliotropismus und Geotropismus miteinander vergleichen, so muß man dafür sorgen, daß Reizung und Ausführung der Krümmung unter möglichst ähnlichen Bedingungen vor sich gehen. Bei den Messungen der Präsentationszeit hat man die belichteten Pflänzchen bisher stets ins Dunkle gestellt, um nachträgliche Reizung auszuschließen. Es ist dabei auch gewöhnlich nicht versucht worden, die Schwerkraftwirkung durch Rotation „auszuschließen". Letzteres ist dagegen bei den Messungen der geotropischen Präsentationszeit üblich. Fragt man sich, was dadurch erreicht wurde, so ist a priori nicht vorauszusehen, ob die induzierte Krümmung bei nachträglicher Rotation an horizontaler Achse, oder bei Vertikalstellung intensiver wird. In ersterem Falle wirkt der beginnenden Krümmung (neben der nicht zu vermeidenden Rektipetalität) vielleicht die allseitige Reizung ähnlich entgegen, wie im zweiten der mit Beginn der Abweichung von der Vertikalen einsetzende einseitige Schwerereiz. Es scheint mir sogar, als könnten möglicherweise manche der als Autotropismus zusammengefaßten Phänomene auf die ausgleichende Wirkung der allseitigen Reizung zurückgeführt werden, wenn ich das weiter unten zu schildernde entsprechende Verhalten bei heliotropischer Reizung vergleiche.

Nun ist zwar bekannt, daß geotropische Induktionen am Klinostaten stärker zum Ausdruck kommen. Ob die Rotation jedoch in allen Stadien des Reizprozesses nach der Induktion fördernd wirkt, bleibt noch zu untersuchen. Selbst wenn diese Frage aber bejaht wird, darf nicht das gleiche für die heliotropische Reizung geschlossen werden. Dort muß zwischen der Rotation gegen die Schwerkraftswirkung, die nach Wiesner (32 I, S. 56) und Guttenberg (8, S. 212) fördernd auf die Ausführung der Krümmung wirkt und der gegen die Richtung des Lichtes unterschieden werden.

Ein völliges Ausschließen gleichartiger späterer Reize ist beim Geotropismus nicht wie beim Heliotropismus möglich. Bei ersterem sehen wir, daß die allseitige Reizung die vorausgehende einseitige wahrscheinlich nicht beeinflußt und daß daher bei der kürzesten Induktionszeit, die noch Reaktion hervorruft, also der Präsentationszeit, am Klinostaten eine stärkere Krümmung auftritt, als wenn die Objekte nach der Reizung vertikal gestellt werden. Wollen wir beim Heliotropismus möglichst ähnliche Bedingungen haben, so müssen wir die Pflanze eigentlich nach der Reizung gleichzeitig gegen die Richtung der Schwerkraft und der Lichtstrahlen rotieren lassen, nicht aber letztere ausschalten, wie das bei den Präsentationszeitbestimmungen bisher immer geschehen ist. Von der Rotation gegen die Richtung der Schwerkraft wollen wir hier absehen; reizen wir aber die Pflanzen mit Präsentationszeitdauer heliotropisch und lassen wir sie nachher bei derselben Beleuchtung an vertikaler Achse rotieren, so finden wir das überraschende Resultat, daß das induzierte heliotropische Reaktionsbestreben dadurch völlig ausgelöscht wird. Schon eine nachträgliche Rotation, die etwa gleich lang wie die

vorausgegangene Reizung ist, genügt, um den Eindruck der einseitigen Belichtung auszulöschen, und zwar auch bei schwachen Lichtintensitäten, wo keine Indifferenz möglich ist. Das Verhältnis von Induktionszeit und Auslöschungszeit war bei den studierten Intensitäten und Zeiten ungefähr gleich 1 [1]). Die längste geprüfte Induktion war eine solche von 7 Minuten, die kürzeste 20 Sekunden. Außerdem wurde geprüft, wie lange einseitig belichtet werden mußte, damit bei nachträglicher dauernder Rotation unter denselben Lichtverhältnissen noch eine Krümmung sichtbar würde. Es zeigte sich, daß dabei eine Induktionszeit von 25 Minuten nötig war. Nach einer Belichtung von nur 20 Minuten trat bei nachträglicher Rotation keine Reaktion mehr auf, die mit bloßem Auge zu erkennen gewesen wäre.

Tabelle 6.

Zusammenfassung der Resultate bei einer auf die Induktion folgenden allseitigen Reizung unter Rotation.

Avena sativa, 100 cm v. d. Auerlampe, Dämpfungsscheiben II + IV.

Induktion	Rotation		
20″	20″ [2]); 25″;		30″; 35″; 40″; 80″; 120″;
30″	20″; 25″;	25″;	30″; 40″; 50″; 60″;
40″	20″; 30″;	40″;	40″; 50—80″;
60″	0″; 20″; 40″; 60″;	60″;	60″; 80″; 100″;
2′	0; 1′; 2′;		2′; 3′; 4′; 6′; 8′;
3′	0;		3′; 5′;
5′	0; 3′; 5′;		5′; 7′; 7,5′;
7′	0;		6′; 8′;
10, 15, 20′ 25′	dauernd		dauernd
Resultat:	reagieren	zweifelh.	bleiben gerade

Nach der 25 Minuten langen Induktion wurde die Reaktion, bei dauernder allseitiger Belichtung durch Rotation, etwa 80 Minuten nach Beginn der Reizung sichtbar. Hier gilt also die Regel nicht mehr, daß die Rotationszeit etwa gleich der Induktionszeit sein muß, um die heliotropische Krümmung zu verhindern. Leider geht aus meinen Protokollen nicht hervor, ob auch nach einer Induktion von 20 Minuten eine ebensolange Rotation genügt, um

[1]) Diese „Konstante“ hatte einen kleinen Gang, insofern, als längere Induktionen durch eine verhältnismäßig etwas kürzere Rotation ausgelöscht wurden.

[2]) Einmal unterstrichen bedeutet, daß der Versuch mit gleichem Resultat wiederholt wurde, zweimal unterstrichen, daß er doppelt wiederholt wurde u. s. f.

Krümmung zu verhindern, oder nur eine dauernde. Es wäre möglich, daß erst dann, wenn die Zeit der einseitigen Belichtung einen gewissen Schwellenwert erreicht (in diesem Falle 25 Minuten), der vielleicht durch den mit bloßem Auge nicht sichtbaren Beginn der Reaktion gekennzeichnet ist, nachträgliche Rotation nicht mehr gänzlich auslöschend wirken kann, wenn auch die Krümmung schneller zurückgeht als im Dunklen; während bei etwas kürzerer Induktion eine wesentlich kürzere Rotation schon die Krümmung verhindert. So wäre es zu verstehen, daß die bei Induktionszeiten von 20 Sekunden bis zu 7 Minuten gefundene Regel für Reizungen von einer gewissen Länge plötzlich ihre Geltung verlöre. Doch bleibt das bis zur Anstellung neuer Experimente, die auch in dieser Frage nötig erscheinen, eine rein hypothetische Erklärungsmöglichkeit. Es ist ebenso möglich, daß die nur in einem engen Gebiete konstatierte Regel, daß die Auslöschungszeit etwa gleich der Induktionszeit ist, für längere Reizungen nicht mehr gilt.

Jedenfalls haben diese Versuche das Resultat gezeitigt, daß eine spätere heliotropische oder doch jedenfalls Lichtreizung durchaus nicht ohne Wirkung auf eine vorangegangene ist, wenigstens wenn seit Beginn der ersten Reizung nicht zu lange Zeit verstrichen ist. Ob das Entgegengesetzte stattfindet, daß nämlich die erste Induktion eine darauf folgende beeinflußt, läßt sich aus meinen Versuchen noch nicht ersehen. Czapek (2, S. 13) verneint diese Beeinflussung. Er hat 45 Minuten gereizt. Heute müßte man die Forderung aufstellen, daß bei konstanter Stimmungshöhe gearbeitet und wesentlich kürzer induziert würde, um klare Antworten auf diese Frage zu erhalten. Immerhin ist Czapeks Ergebnis auch für uns von Wert.

Das Resultat, das sich bei meiner wesentlich anderen Fragestellung ergab, leitet uns zu weiteren Betrachtungen. Zunächst ist es bemerkenswert, daß der einmal begonnene Reaktionsverlauf überhaupt noch durch gleichartige Reizeinflüsse verändert werden kann. Daß eine die Krümmungsreaktion selbst treffende Einwirkung auch nach dem Reizanstoß noch das Resultat modifizieren kann, ist leicht verständlich. Daß aber eine nachträgliche Reizung, die nach unseren heutigen Vorstellungen erst die Reizkette von Anfang bis zu Ende durchlaufen muß, ehe sie nach außen hin wirkt, doch einen vorangegangenen Impuls gleichsam überholen und zu nichte machen kann, ist wohl eine neuartige Vorstellung. Es läßt sich noch nicht übersehen, ob sie geeignet ist, unsere hypothetische Vorstellung von der einsinnig gerichteten Kette von Vorgängen, die die Perzeption mit der Reaktion verknüpfen, umzugestalten. (Vgl. 14, S. 171[1]).

[1]) Man vergleiche auch die Erscheinung, daß zwei aufeinanderfolgende entgegengesetzte geotropische Impulse einander aufheben. Fitting, Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, S. 378 ff.

Übrigens konnte auch schon aus den Versuchen, die die Auslöschung einer induzierten heliotropischen Krümmung durch gleichgerichtete Reizung, also das Ausbleiben der Krümmung bei Verlängerung der Induktion, zeigten, geschlossen werden, daß ein jüngerer Reiz in die schon begonnene ältere Reizkette eingreifen kann. Wie das geschieht, darüber kann ich leider nichts aussagen. Nur das eine verdient noch hervorgehoben zu werden, daß auch bei nachträglicher Induktion unter Umständen nicht nur keine positive, sondern sogar negative Krümmung auftrat, die ein etwas höheres Maß erreichen konnte als bei bloßer einseitiger Induktion. Bei der von mir für diese Versuche durchgängig gewählten Beleuchtung (100 cm, II + IV, s. oben S. 5) traten negative Krümmungen am schönsten nach 5 Minuten Induktion und 5 Minuten Rotation auf, und zwar etwa 3 Stunden nach Beginn der Belichtung, wie denn überhaupt diese Erscheinung überall eine wesentlich längere Beobachtungszeit erforderte als die Konstatierung positiver Reaktionen. Es wurde versucht, die Zeitgrenzen festzulegen, innerhalb deren die Belichtung und die Rotationszeit variieren darf, um die Erscheinung hervorzurufen. Zunächst mußte ich mich vergewissern, ob die nachträgliche Rotation bei demselben Lichte nicht wie eine einfache Verlängerung der Induktion wirkte. Es wurde zu dem Zwecke je ein Topf

a) 5 Minuten gereizt, 2,5 Minuten rotiert
b) 5 „ „ 5 „ „
c) 7,5 „ „ nicht rotiert
d) 10 „ „ „ „

Darauf ins Dunkle gestellt. Alle Belichtungen begannen 10 Uhr 15 Minuten.

	a	b	c	d[1])
12^h 15′	∞	∞	+ ?	+ ?
12^h 30′	∞	∞	+	+
12^h 45′	∞	∞	+	+
1^h	∞	— ? ?	+ +	+ bis ×
1^h 10′	∞	—	+ +	×
1^h 15′	photographiert b u. c		vgl. Tafel VII Fig. 4.	

Man sieht, daß eine Induktion, deren Dauer gleich der Reiz- + der Rotationszeit ist, nur die Krümmung verstärkt, aber nicht auslöschend wirkt oder gar negative Krümmung veranlaßt. Es handelt sich ja auch um eine zu schwache Lichtintensität, als daß diese Erklärung wahrscheinlich gewesen wäre.

Nun wurde versucht, ob auch bei einer Induktion von 3 und 7 Minuten eine negative Krümmung durch nachträgliche Rotation hervorgerufen werden kann.

[1]) Zeichenerklärung Tab. 1 S. 14, — bedeutet negative, × bedeutet Zurückgehen einer Reaktion.

15. I. 09. 16° 65% 100 cm v. d. Auerlampe II + IV.

	gereizt	rotiert		gereizt	rotiert
a)	3′	0′	d)	7′	0′
b)	3′	3′	e)	7′	6′
c)	3′	5′	f)	7′	8′

Darauf ins Dunkle. Belichtung hatte begonnen 10^h 10′.

	a	b	c	d	e	f
11^h 50′	+ ?	≈	≈	+ ??	≈	≈
12^h	+ ?	≈	≈	+ ?	≈	≈
12^h 10′	+	≈	≈	+	≈	≈
12^h 20′	+	≈	≈	+	≈	≈
12^h 30′	+	≈	≈	+	≈	≈
12^h 45′	+	≈	≈	+	≈	— ??
1^h	+	≈	≈	+	— ??	— ??
1^h 15′	+	≈	≈	+	— ?	— ?

Als Resultat ergab sich, daß nach 3 Minuten Induktion durch eine Rotation von 3 und 5 Minuten die Reaktion verhindert, aber keine negative Krümmung hervorgerufen wurde. Bei 7 Minuten Reizung wurde durch 6 und 8 Minuten lange Rotation die positive Reaktion ausgeschaltet und eine negative Krümmung erzeugt, die aber wesentlich schwächer war, als die bei 5 Minuten langer Induktion und Rotation. Ein anderer Versuch zeigte, daß bei noch längerer Rotation wiederum keine negative Krümmung auftrat. Längere Reizung als solche von 7 Minuten wurde daher nicht versucht, da hiermit schon das Optimum für das behandelte Phänomen überschritten war, das freilich nach diesen Versuchen gleich rätselsaft bleibt. Jedenfalls dürfte sich aber seine Bedeutung nicht von der der Auslöschung durch nachträgliche Rotation trennen lassen.

Es wäre nun denkbar, daß diese Auslöschung auf der nachträglichen Stimmungserhöhung beruhte, die es bewirkte, daß der Reiz, trotzdem er perzipiert war, in einer Phase der Kette nicht die Reizschwelle erreichte. Man müßte dann annehmen, daß die Stimmungsveränderungen allgemein nicht die Perzeption, sondern ein späteres Glied der Reizkette beeinflußten. Diese Auffassung ist auch nicht gänzlich abzulehnen, doch fehlen eigens darauf gerichtete Untersuchungen, und die absoluten Zeitwerte scheinen nicht mit denen bei vorhergehender Rotation zu stimmen. Vor allem müßten dann wohl auch kürzere Induktionen als solche von 25 Minuten während nachträglicher dauernder Rotation zu Krümmungen führen, da auch bei längster Vorbelichtung so hohe Werte der Präsentationszeiten nicht erreicht wurden. Die Umstände, die da hineinspielen, sind aber noch nicht so gut zu übersehen, daß ein abschließendes Urteil möglich wäre. Jedenfalls entsprach eine vorangehende Rotation einer nachfolgenden nicht ganz in ihrer Wirkung.

Es ist deshalb wohl die Stimmungserhöhung nur als ein bei der Auslöschung der Induktionswirkung möglicherweise hineinspielender Faktor auf-

zufassen, zu dessen Ausschaltung Versuche mit konstanter Stimmung erwünscht wären[1]). Das Wesentliche wird jedenfalls in der ausgleichenden Wirkung der allseitigen Reizung liegen. Ich möchte mit einigem Vorbehalt die Vermutung aussprechen, daß die verminderte Differenz der Erregungshöhen auf den einander gegenüberliegenden Seiten beim Zustandekommen der beschriebenen Erscheinung mitwirkte. Das wäre dann ein neues Argument für die Auffassung, daß die heliotropische Sensibilität eine Unterschiedsempfindlichkeit darstellt, daß es also auf den Lichtabfall und nicht auf die Lichtrichtung ankommt, während sich der Geotropismus umgekehrt verhält. Da übrigens bei letzterem keine Stimmungsveränderung durch die einwirkende Kraft in Betracht kommt, so ist die Mitwirkung des ersten Faktors ebenfalls mit der Tatsache vereinbar, daß beim Schwerereiz die allseitige Reizung keine Auslöschung einer vorangegangenen Induktion bewirkt, sondern sogar das Anwachsen der Krümmung erleichtert. Die Regel, daß die Auslöschungszeit etwa gleich der Induktionszeit ist, ist deshalb bemerkenswert, weil es eigentlich anzunehmen war, daß zur Vernichtung eines heliotropischen Anstoßes eine gleichgroße Gegenkraft erforderlich sei. Diese wäre aber durch eine Belichtung von derselben Dauer und Intensität in genau entgegengesetzter Richtung gegeben, und es ist klar, daß bei einer Belichtung unter Rotation die der induzierten Krümmung direkt entgegenwirkende Komponente weniger Kraft haben muß, als bei dauernder Reizung in entgegengesetzter Richtung. Man hätte sogar erwarten können, daß die Rotation ganz ohne Wirkung gewesen wäre, weil während derselben alle richtenden Einflüsse sich gegenseitig aufheben. Wenigstens hätte das der herrschenden Meinung und den bestehenden Klinostaten-Theorien entsprochen. Die hier angedeuteten Probleme scheinen mir aber eine erneute Bearbeitung auch der geotropischen Reizvorgänge von diesen Gesichtspunkten aus zu verlangen. Die geschilderten Versuche sind jedenfalls nach mehreren Richtungen weiter auszubauen.

VIII. Fehlerquellen und Umgrenzung der Stimmungsphänomene.

Aus den angeführten Tatsachen ist ersichtlich, daß die heliotropische Präsentationszeit, wie sie Fröschel und Blaauw ermittelt haben, nicht nur von der Lichtintensität (abgesehen von Pflanzenart, Temperatur etc.) abhängig ist, sondern auch noch von anderen Bedingungen. Die Pflanzen müssen nämlich nach den heliotropischen Reizungen im Dunkeln aufrecht stehen und dürfen weder vorher noch nachher von heliotropisch wirksamem Lichte getroffen werden. Ferner ist die Forderung aufzustellen, daß die Krümmung fortlaufend beobachtet werde, da die minimale Reaktion bald

[1]) Diese sind inzwischen nachgeholt worden und bestätigend ausgefallen. Vgl. Anhang.

rückgängig gemacht wird. Wird die geeignete Zeit gewählt, so genügt allerdings auch einmalige Beobachtung oder doch eine Kontrolle von Zeit zu Zeit, die ohne Gefahr mit Hilfe schwacher Beleuchtung vorgenommen werden darf, falls damit nicht zu früh begonnen wird und nur das Auftreten oder Nichtauftreten einer Reaktion festgestellt werden soll. Ob durch nachträgliche Rotation im Dunkeln an horizontaler Achse etwas geändert wird, geht aus den vorhandenen Angaben nicht klar hervor. Es ist aber wahrscheinlich, daß dadurch die Präsentationszeit herabgesetzt wird, so wie es für die Reaktionszeit bekannt ist.

Wichtiger erscheint die von Polowzow aufgerollte Frage, ob es nötig sei, für derartige Feststellungen die mikroskopische Messung zu Hilfe zu nehmen. Nach meinen Erfahrungen ist ihre Forderung, immer mikrometrische Einzelbeobachtung an Stelle der Beurteilung mit bloßem Auge zu setzen, übertrieben. Die vor ihr erreichten Resultate zeigen schon, daß sich viele Fragen auch ohne das Meßmikroskop mit Erfolg angreifen lassen, manche verlangen sogar die Massenbeobachtung. Andererseits gibt es sicher eine ganze Anzahl Fragen, an die man nur mit Hilfe der feinsten Meßmethoden herankommen kann, und so sollten sich beide Arbeitsweisen ergänzen und durchdringen, womöglich sogar durch noch wieder andere, vorläufig weniger ausgebildete, unterstützt werden. Als solche wären z. B. die periodische Zeichnung mit einem geeigneten Apparate oder die Photographie der reagierenden Objekte zu nennen, für die brauchbare Methoden auszuarbeiten ich im Begriffe bin.

Die Arbeit von Polowzow enthält neben den gefundenen speziellen Tatsachen der chemotropischen Reizung durch Gase, noch mancherlei beachtenswertes. So z. B. den schnellen Beginn der „aeroïdotropischen“ und geotropischen Krümmung. Selbst bei der größten Schnelligkeit der Beobachtung wurde unter Umständen der Anfang der Reaktionskrümmung verpaßt. (21, S. 164.) Das ist ein Resultat, das man kaum erwartet hätte, wenn auch schon früher kurze Reaktionszeiten, z. B. von Oltmanns, mikroskopisch festgestellt wurden.

Es machte sich nach diesen Befunden nötig, die heliotropische Reaktion auch mikroskopisch zu verfolgen. Ich arbeite mit einer Vergrößerung von etwa 20 (Leitz Objektiv 1* Okular I), und zwar lag mir daran, zunächst die Wachstumsbeeinflußung bei plötzlicher Belichtung und dann den Beginn einer eindeutigen heliotropischen Krümmung festzustellen. Die Zahl der Versuche ist noch nicht groß, sie sind daher auch nicht genügend variiert worden. In den meisten wurde ein *Avena*-Keimling 1 Meter von der Auerlampe mit zwischengeschalteter rot-gelber Scheibe auf sein Wachstum „im Dunkeln“ geprüft, darauf durch Entfernen des Lichtfilters eine Minute lang belichtet; dann wurde die Gelbscheibe wieder zwischengestellt, der Keimling um 90° gedreht und nun weiter beobachtet. Die Krümmungsebene war dann senkrecht zum Miskroskoptubus, der Keimling hob sich vom gelben Hintergrunde sehr gut ab, und da er genau in die Mitte der vertikal gestellten, kurz-

strichigen Skala eingestellt wurde, konnte der Krümmungsbeginn und bis dahin das Wachstum bestimmt werden. War eine erste Krümmung eingetreten, so wurde mit Hilfe der Schraube, die das Mikroskop um die senkrechte Achse dreht, die Spitze des Keimlings wieder auf die Mitte der Skala gebracht und nur solche Krümmungen als heliotropische angesprochen, die beständig in einer Richtung verliefen, bis ein Irrtum nicht mehr möglich war. Die gewöhnlich gewählte Belichtungszeit von 1 Minute in 100 cm Entfernung von der Lampe gewährleistete das sichere Einsetzen der heliotropischen Krümmung ohne etwa dazwischentretende Indifferenz.

Es ergab sich, wie aus den mitgeteilten Protokollen hervorgeht (Nr. 11 a—f), daß anstatt der mit bloßem Auge konstatierbaren Reaktionszeit von etwa 90 Minuten eine solche von wesentlich kürzerer Dauer, von 40 bis zu 25 Minuten herabgehend gefunden wurde. Kürzere konnten nicht beobachtet werden. Niemals begann die Krümmung sofort. Leider stimmen aber die Reaktionszeiten nicht unter sich überein. Die Versuche sind nur zur Orientierung angestellt worden, genügen aber immerhin, um zu zeigen, daß eine meßbare Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit durch so kurze Belichtung nicht stattfindet. Dies ist insofern bemerkenswert, als ja ein Teil der als Stimmungsveränderungen gedeuteten Erscheinungen möglicherweise als Wachstumsbeeinflussung hätte erklärt werden können. Meine Messungen geben dafür aber durchaus keinen Anhalt. Sie hätten nur dann so gedeutet werden können, wenn der Sprung von dunkel zu hell einen scharfen Knick der Wachstumskurve verursacht hätte. Das war aber selbst dann nicht der Fall, wenn ich das Licht der Auerlampe durch eine Schusterkugel konzentrierte oder das weit hellere der Sonne benutzte und außerdem längere Induktionszeiten wählte. Überall, wo sich ein Einfluß überhaupt geltend machte, erfolgte die Wirkung erst nach längerer Zeit und sehr allmählich, wie das auch Pfeffer betont (19, S. 109). Aus den gleichen Messungen geht ferner von neuem hervor, daß die durch die Strahlung bedingte Erwärmung nicht für die von mir beschriebenen Erscheinungen verantwortlich zu machen ist. (Vgl. oben, Methodik S. 3, und Fitting 4, S. 325 u. 326.)

Immerhin war noch eine andere Fehlerquelle zu berücksichtigen, die ebenfalls durch die Belichtung selbst gegeben war. Es konnte nämlich die durch das Licht verstärkte Transpiration in die Reaktion eingreifen. Obgleich die mikroskopischen Messungen schon bewiesen, daß unter den Versuchsbedingungen eine wesentliche Hemmung des Wachstums nicht eintrat, so war doch eine solche, wenn auch unmeßbare, nicht gänzlich zu vermeiden. Zum Teil mußte sie durch die Transpirationssteigerungen hevorgerufen werden, die dadurch bewirkt wurden, daß die Luft im Dunkelzimmer immer etwas weniger feucht war als unter den Dunkelstürzen, in denen die Keimlinge aufgezogen wurden. Groß war dieser Unterschied nicht, da die Luftfeuchtigkeit meist 60—65% betrug, und die unter den Stürzen 70—75%. Dazu mußte dann aber die Wirkung der Belichtung kommen,

die durch Erwärmung ebenfalls eine Transpirationssteigerung hervorrufen muß, und zwar auch bei gelbem Lichte. Plötzliche Erhöhung der Transpiration, allerdings erheblichere als in meinen Versuchen, sah aber Schütze (28) eine ganz bedeutende Wachstumshemmung herbeiführen. Diese indirekte Wirkung des Lichtes auf das Wachstum muß wenigstens theoretisch von der unmittelbaren unterschieden werden. Wie groß sie praktisch ist, läßt sich nicht voraussagen, da sie bisher nicht berücksichtigt worden ist. Ein eventuelles Hineinspielen dieser Erscheinungen war besonders deshalb zu beachten, weil nach Wiesner (32, S. 7) durch Herabsetzen des Turgors auch eine Beschleunigung der heliotropischen Krümmung bewirkt werden kann, die dieser Forscher mit der durch Vorbelichtung erzielten, die er als erster beobachtete, in inneren Zusammenhang bringt. Unter meinen Versuchsbedingungen war ein solcher Einfluß nicht zu bemerken, weiter aber habe ich die entsprechenden Experimente nicht ausgedehnt. Es bleibt da noch ein reiches Feld der Tätigkeit, wie überhaupt so manche Beobachtung Wiesners den Anstoß zu erneuter Untersuchung geben sollte, wenn auch seine Auffassung vom Wesen des Heliotropismus, aus der viele Experimente hervorgingen, heute verlassen ist.

Den deutlichsten Beweis für die Unwirksamkeit der eben in Betracht gezogenen Fehlerquellen sehe ich in Versuchen mit „verschiedenfarbigem" Lichte. Es gelang nämlich, Indifferenz durch längere Belichtung hinter Kupferoxydamoniak hervorzurufen[1]), nicht aber hinter Kaliumbichromat oder Methylorange. Eine längere Bestrahlung mit rotgelbem Lichte hatte gar keinen Einfluß auf die besprochenen Erscheinungen. Da aber die langwellige Hälfte des sichtbaren Spektrums einer Auerlampe stärker erwärmt und daher stärker auf die Transpiration wirkt, und da auch längere erhöhte Transpiration an vergleichsweise trockener Luft keinen Einfluß auf die hier in Betracht kommenden Erscheinungen hatte, so scheint mir diese Fehlerquelle nicht von Belang. Für das Verhalten etiolierter Pflanzen in starkem Lichte ist also weder die Erwärmung noch die Transpirationssteigerung verantwortlich zu machen. Daß die auf vermehrte Verdunstung hinwirkenden Faktoren, wie überhaupt ungünstige Bedingungen, keine sichtbare Störung verursachten, mag an der relativ großen Unempfindlichkeit der Avenakoleoptile liegen, die sie Verwundungen gegenüber nach Fitting und gegen Austrocknung nach eigens angestellten Versuchen zeigt. Auch die nicht sehr günstige Atmosphäre im Dunkelzimmer während der Wintermonate, die die Verwendung anderer Keimlinge beinahe unmöglich machte, störte die Versuche mit *Avena* nicht wesentlich.

An dieser Stelle möchte ich auch dem Einwande Fittings (4, S. 326) begegnen, daß etiolierte Pflanzen anomal seien und deshalb sich heliotropisch anders verhielten als solche, die vorher belichtet worden sind. Eine solche Annahme kann uns nicht der Aufgabe entheben, der Ursache dieser Ano-

[1]) Vgl. Protok. No. 12.

malität nachzuspüren und zu versuchen, ob sich nicht ergründen läßt, worin sich etiolierte Pflanzen von normalen unterscheiden. Darin lag gerade die Aufgabe, die ich mir gestellt hatte! Wenn Fitting aber mit dieser Bemerkung sagen will, daß sich vielleicht die heliotropische Stimmung etiolierter Keimlinge nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ von der belichteter unterscheidet, so ist diese Möglichkeit nicht völlig abzulehnen; Erscheinungen, die dafür sprechen, konnten aber auch nicht gefunden werden. Es herrscht vielmehr offenbar ein stetiger Übergang von den Keimlingen, die nie das Licht gesehen haben, zu denen, die unter normalen Bedingungen erzogen worden sind. Dies geht z. B. aus dem allmählichen Anwachsen der Präsentationszeit mit der Vorbelichtung hervor. Auch in der Verlängerung der Reaktionszeit und der vorübergehenden Indifferenz verhalten sich schwach vorbelichtete Pflanzen ganz wie die aus völliger Dunkelheit, nur daß durch Erhöhung der Stimmung die Erscheinungen weniger ausgeprägt werden, die beim Versetzen in intensive Beleuchtung beobachtet werden. So ließ es sich auch zeigen, daß Keimlinge, die einige Zeit unter Rotation schwach vorbelichtet worden waren, nachher, an helleres Licht gebracht, nicht schneller reagierten, wenn sie bis zum Beginn der Krümmung ruhig standen, als solche, die nach einer gewissen Zeit um 180° gedreht wurden. Auch wenn umgekehrt hochgestimmte Pflanzen aus diffusem Tageslicht in das stark gedämpfte der Auerlampe versetzt wurden, wurde die Reaktionszeit nicht verlängert, wenn während der ersten Zeit rotiert oder durch Drehen um 180° die Lichtrichtung gewechselt wurde, wie ich das auch schon in der vorigen Arbeit angegeben habe (22, S. 280). [Hierüber vgl. Protokoll No. 4 und 5.] Diese Erscheinung ist aber im Gegensatz zu der ersterwähnten offenbar so zu deuten, daß die im Verhältnis zur Stimmung sehr schwache Beleuchtung zunächst unter der Schwelle bleibt. (Vgl. 22, S. 284.)

Wir können demnach die als Stimmungsveränderungen bezeichneten Vorgänge in der Pflanze vorläufig mit keinen anderen in Verbindung bringen und müssen sie als Reaktionen eigener Art auf Belichtungswechsel betrachten. Die durch Belichtung in Pflanzen hervorgerufenen Veränderungen sind aber so mannigfaltig miteinander verknüpft, daß irgend welche Beziehungen, z. B. zu chemischen Vorgängen, ziemlich wahrscheinlich sind. Ich glaubte zunächst einen solchen Zusammenhang in der von Wolfgang Ostwald (17, S. 10) nachgewiesenen Beeinflussung der oxydatischen Reaktionen durch das Licht finden zu können. Dieser Autor stellte umfangreiche Versuche mit Körperextrakten und Säften solcher Tiere an, die als lichtreizbar bekannt sind, und fand, daß im allgemeinen sowohl im Tierkörper wie in vitro die Katalasewirkung durch Belichtung vermindert, die Peroxydasewirkung aber gesteigert wird. Diese spezifische Lichtwirkung bringt er in Beziehung zu den phototaktischen Reaktionen der betreffenden Tiere. Obgleich leider vergleichende Versuche mit nichtphototaktischen Organismen fehlen, erschien mir dieser Zusammenhang doch aus mehreren Gründen so wahrscheinlich, daß ich in einem Referate in der Botanischen Zeitung 1908

auf diese Arbeit hinwies und die triftig erscheinenden Belege hervorhob. Allerdings dachte ich mir den Zusammenhang etwas anders als der Verfasser, hielt mit meiner Meinung aber zurück bis zur Anstellung besonders darauf gerichteter Versuche. Ostwald stellt sich im Anschluß an Loeb vor, daß es spezifische „heliotropische Stoffe“ gibt, die er in den oxydatischen Fermenten gefunden zu haben glaubt, und die bewirken, daß eine bestimmte Lichtreaktion ausgeführt wird. Diese Anschauung kann heute kaum mehr befriedigen, der Zusammenhang zwischen einer chemischen Veränderung und der einheitlichen Reaktion eines ganzen Organismus bliebe völlig unverständlich und ist doch das eigentlich zu erklärende. Vor allem aber gehört zur phototaktischen Reizung die einseitige Wirkung des Lichtes, die in Ostwalds Arbeit mit keinem Worte erwähnt wird. — Wie aber, wenn die durch das Licht in vorher im Dunkeln gewesenen Organismen bewirkten chemischen Veränderungen in irgend einer Beziehung zur Stimmungsveränderung ständen, die ja von der Lichtrichtung unabhängig ist, ihrerseits aber die Art der Reaktion beeinflußt? Das war die mir beim Lesen von Ostwalds Arbeit auftauchende Vermutung, die den im ganzen zustimmenden Charakter des Referates bewirkte. Leider hat sie sich nicht bestätigen lassen.

Die Ausführung der Versuche übernahm Herr Dr. J. Brunn, der die Resultate in einer besonderen Arbeit zu veröffentlichen gedenkt. Er erlaubte mir das hierher gehörige kurz voraus zu nehmen, wofür ich ihm zu besonderem Danke verpflichtet bin. Zunächst darf gesagt werden, daß sich Ostwalds Resultate für pflanzliche Extrakte im ganzen bestätigten. Zur Stütze meiner Vermutung hätte sich nun aber zeigen müssen, daß die Belichtungszeiten und Intensitäten mit denen, die Stimmungsveränderung bewirkten, einigermaßen übereinstimmten. Hauptsächlich aber hätten danach solche Pflanzenteile und tierische Stoffe, die mit Lichtreaktionsbewegungen nichts zu tun haben, eine entsprechende Beeinflussung der oxydatischen Reaktionen vermissen lassen müssen. Daß letzteres Postulat nicht erfüllt ist, ersahen wir schon bei der Durchsicht der Literatur aus einer Arbeit von E. Hertel (10, S. 37), der die von Ostwald studierten Lichtwirkungen schon vor ihm bei den Oxydasen der Milch beobachtete. Das gleiche Resultat ergab der Preßsaft von Kartoffeln, Meerrettich und Rüben, denen man keine Lichtreizbarkeit zusprechen kann. Es scheinen also allgemeine Eigenschaften der oxydatischen Fermente vorzuliegen, wie ja überhaupt die Mehrzahl der photochemischen Prozesse Oxydations- und Reduktionswirkungen vorstellt. Allerdings geht aus unseren Versuchen nicht hervor, ob diese photochemischen Prozesse nicht doch vielleicht unter Umständen mit Lichtreizbarkeit in Beziehung stehen, wofür freilich die Zeit- und Intensitätswerte der Belichtung keinen Anhalt geben, denn sie sind im Vergleich zu denen, die Stimmungsveränderung bewirken, viel zu hoch. So ist die ganze Hypothese in dieser Form ihrer Stützen beraubt, wenn es auch schwer fallen dürfte, einen zwingenden Gegenbeweis zu erbringen.

Allgemein sind die Stimmungsverhältnisse unter den weiten Begriff der Empfindlichkeit gebracht worden. Diese aber ist von vielen Dingen abhängig, die mit der Stimmung nichts zu tun haben, so daß eine sorgfältige Scheidung nötig wird. Daß die Stimmungserhöhung nicht als Ermüdung definiert werden sollte, ist wiederholt betont worden. Der Begriff der Ermüdung scheint mir so wenig klar, daß seine Einführung nicht glücklich wäre. Aber auch abgesehen davon, ist das, was man als verschiedene Empfindlichkeit des gleichen oder verschiedener Organismen bezeichnet hat, ein Gemenge der heterogensten Dinge. Man könnte z. B. einen Keimling von *Avena* auch durch Kälte, Verwundung oder Bedeckung seiner Spitze unempfindlicher gegen Licht machen. Keine dieser Prozeduren würde aber dasselbe bewirken wie eine Stimmungserhöhung durch Licht. Durch besondere Versuche habe ich mich davon überzeugt, daß in keinem Falle die Verzögerung der heliotropischen Reaktion gegen starkes Licht aufgehoben wird. Im Gegenteil wird durch alle diese Verminderungen der Empfindlichkeit die Reaktionszeit nur verlängert, ein Erfolg, der für die Ausschaltung der exquisit lichtempfindlichen Spitze durch lichtdichte Bedeckung oder Abschneiden nicht ohne weiteres vorauszusehen war[1]). Es wäre demnach falsch, zu sagen, daß z. B. die Spitze der *Avena*-Coleoptile der tiefstgestimmte Teil wäre. Die Abnahme der Empfindlichkeit nach der Basis zu muß in anderen Verhältnissen ihre Ursache haben.

Wir haben somit keinen Anhalt gefunden, der die Stimmungsveränderungen an andere Vorgänge anzuknüpfen erlaubte und müssen uns begnügen, sie mit Hilfe der bekannten Wirkungen zu definieren. Demnach ist die heliotropische Stimmung der mit der Beleuchtung wechselnde innere Zustand, von dem die Reizintensität irgend eines Lichtes, abgesehen von dessen Stärke, abhängt. Nur von der Art der Reaktion gegenüber einem bekannten Reize kann man auf die Stimmung des Objektes schließen, und nur durch diese kann sie definiert werden.

IX. Theoretisches.

Die Wirkungen kurz dauernder Reize lassen sich, wie das schon Charpentier (1) und kürzlich unabhängig von ihm Fröschel (6) getan haben, unter das Gesetz der Reizmenge bringen. Dieses besagt, daß der physiologische Effekt einzelner oder intermittierender Reize, die eine gewisse Dauer nicht überschreiten, sich aus dem Produkt aus Intensität i, Einwirkungsdauer t und, wo das in Betracht kommt, gereizter Fläche f ergibt.

$$e = i \cdot t \cdot f.$$

Die gereizte Fläche kann zwar allgemein bei Lichtreizung variiert werden; es ist das aber bisher nur für die Netzhaut und nicht für heliotropische

[1]) Ähnliche Versuche sind allerdings von Rothert (Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 1894, Bd. 7, S. 34) angestellt worden und haben zu demselben Resultat geführt. Sie sollten aber einem ganz anderen Zwecke dienen, auch war die Beleuchtung schwächer, so daß obiges Resultat daraus noch nicht zu ersehen war.

Pflanzen versucht worden, für die es experimentell einige Schwierigkeiten ergeben dürfte. Sehen wir davon ab, so ist das Gesetz: $e = i \cdot t$ für intermittierende Reize bei der Netzhaut bekannt als das Gesetz von Talbot. Seine Gültigkeit für Pflanzen haben Nathansohn und ich (14) nachgewiesen. Für die geotropische Reizung scheint es auch zu gelten. Ebenso das Reizmengengesetz für kurze Einzelreizungen (Fitting, Bot. Ztg. 1908, II, S. 328). Dieses ist zuerst von M. A. Bloch für die Netzhauterregungen gefunden, später von Charpentier eingehend experimentell bestätigt worden. Für den Heliotropismus haben es Fröschel und Blaauw gleichzeitig konstatiert.

Über die Art seines Zustandekommens bei intermittierenden Reizen ist inbezug auf die Netzhaut mancherlei geschrieben worden. Zur Theorie des Talbotschen Gesetzes für die Pflanze siehe Nathansohn und Pringsheim (14, S. 166). Ich entnehme dem nur soviel, wie zur Entwickelung des weiteren nötig ist. Wir haben es als wahrscheinlich dargestellt, daß mit dem Beginn einer Reizung, die die Pflanze aus ihrem Gleichgewichtszustand entfernt, auch das Bestreben erwacht, dieselbe in diesen Zustand zurückzubringen. Dieses Bestreben nannten wir mit Pfeffer Gegenreaktion. In ihrer Stärke ist sie von der Erregungshöhe abhängig zu denken. Jeder Intensität des physikalischen Reizes entspricht nun ein gewisses Ansteigen der primären Erregung, und zwar ist die in der Zeiteinheit erreichte Erregungshöhe eine Funktion der Stärke des Reizes. Ebenso ist der durch die Gegenreaktion in der Zeiteinheit bewirkte Abfall der Erregungshöhe abhängig von dieser letzteren als bewirkender Ursache. Aus diesen hypothetischen Voraussetzungen konnte eine Deutung der Vorgänge erreicht werden, die das quantitative Verhalten bei der Entstehung der Summation nach Talbot bewirken. Betrachten wir nun auf derselben Grundlage das Zustandekommen des Reizmengengesetzes bei Einzelreizungen.

Wir sehen, daß der Effekt einer Induktion mit bestimmter Lichtintensität bis zu einer gewissen Grenze mit der Einwirkungsdauer zunimmt. Nun ist die Erzielung eben merklicher Krümmung an eine bestimmte Größe des Produktes $i \cdot t$ gebunden. Die wahrscheinlichste Erklärung für diese Gesetzmäßigkeit ist die, daß unter den entsprechenden Verhältnissen der physiologische Effekt proportional jedem der beiden Einzelfaktoren zunimmt, denn es ist nicht anzunehmen, daß der eine gerade um soviel hinter dem proportionalen Anstieg zurückbleibt wie der andere ihn übertrifft. Wenn nun die Erregung bis zu einer gewissen Grenze proportional der Zeit anstiege, so müßte bei einem Einzelreize, z. B. von der Dauer der Präsentationszeit, die Gegenreaktion zunächst außer Betracht bleiben, und die Erregung geradlinig ansteigen, wie das Charpentier annimmt (1, S. 124), sodaß die Reizhöhe a, die vom Reiz mit der Intensität i nach der Zeit t erreicht wird, durch den Reiz 2 i schon nach $\frac{1}{2}$ erklommen wäre. Wollen wir uns ein Bild vom Zustandekommen des Reizmengengesetzes machen, so ist diese Vorstellung kaum zu vermeiden. Die Erregung kann aber nicht an-

dauernd geradlinig steigen, weil sonst ein Reiz von noch so geringer Intensität schließlich die maximale Reaktion hervorrufen müßte, was er erfahrungsgemäß nicht tut. Vielmehr wird eine definitive Erregungshöhe erreicht, die von der Stärke des Reizes abhängt und konstant bleibt, falls nicht die Reizintensität anwächst. (14, S. 171.) Nun könnte es scheinen, als wäre ein Ausweg aus dieser Schwierigkeit —, daß nämlich die Erregung nicht endlos ansteigt, und doch anfangs die Wirkung proportional der Zeit zunimmt — gefunden, wenn wir annähmen, daß die Gegenreaktion eine Latenzzeit besäße, daß sie also erst einsetzte, wenn die primäre Erregung einen Schwellenwert erreicht hätte, bis zu dessen Überschreitung eine gewisse Zeit verstriche. Dann könnte nämlich in dem Gebiete, wo diese Erregungshöhe noch nicht erreicht wäre, das Reizmengengesetz gelten, indem bis dahin die Erregung geradlinig anstiege. Gegen diese Annahme läßt sich aber einwenden, daß dann alle Reizwirkungen von geringer Intensität bis

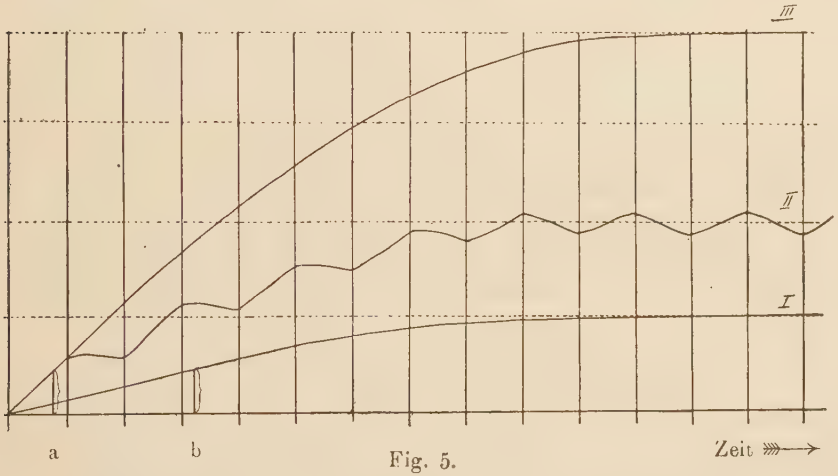


Fig. 5.

Die Fig. 5 soll schematisch darstellen, wie das Reizmengengesetz für kurze einmalige und intermittierende Reize zustande kommen könnte.

Kurve I bedeutet den Anstieg der heliotropischen Erregung bei irgend einer Beleuchtungsintensität und konstanten Stimmung unter Mitwirkung der Gegenreaktion, die das allmähliche Übergehen in horizontale Richtung bewirkt.

Kurve III bedeutet den Verlauf der Erregung bei der vierfachen Beleuchtungsintensität.

Man sieht den anfänglich fast geradlinigen Verlauf des Erregungsanstieges, der es ermöglicht, daß Kurve III nach einer gewissen Zeit bei a auf derselben Erregungshöhe ist wie I nach der vierfachen Zeit bei b.

Die Kurve II (als Sinuskurve zu denken) zeigt den Gang der primären Erregung bei langsam intermittierendem Lichte von derselben Intensität wie bei III und der Periode 1 : 1.

zu dieser Schwellengrenze unbeschränkt ansteigen müßten, sodaß also alle diese Reize mindestens diese Erregung, wenn auch vielleicht spät, hervorrufen könnten. Das läßt sich aber offenbar nicht mit den Beobachtungen

vereinen. Vielmehr entspricht jedem, auch dem schwächsten Reizanlasse, eine gewisse nicht überschreitbare und daher früher oder später konstant werdende Erregungshöhe, sodaß wir also nicht um die Forderung herumkommen, daß die Gegenreaktion sofort einsetzen müsse. Die Kurve, die die Erregung wirklich beschreibt, muß also von Anfang an von zwei Faktoren bedingt sein, einmal von der Reizintensität und der davon abhängenden, im ersten Zeitintervall eingeschlagenen Anstiegsrichtung, die beim Wegfall der Gegenreaktion gradliniges Fortschreiten in einem gewissen Winkel veranlaßte, zweitens von der Gegenreaktion, die nur von der augenblicklichen Erregungshöhe abhängig zu denken ist und daher mit steigender Erregung in steigendem Maße die Kurve herabzuziehen suchen wird. (Vgl. Kurve Fig. 5.) Dadurch kommt ein anfangs stärkeres, dann immer mehr von der Gegenreaktion vermindertes Ansteigen zustande, bis beide Bestrebungen sich das Gleichgewicht halten und die Kurve mit konstanter Erregungshöhe horizontal verläuft. Dieser Punkt wird um so niedriger liegen, je schwächer der Reizanlaß ist. Der erste Teil wird die Abweichung von der gerade ansteigenden Linie am wenigsten verraten, und auf diesem Gebiete bewegen wir uns offenbar dann, wenn Einzelreize proportional der Zeit anwachsen, was, wie Charpentier für die Netzhaut nachgewiesen hat, nur bei sehr kurzen Induktionen stimmt. Bei längeren bleibt die Erregung immer mehr hinter der zurück, die dem Werte $i \cdot t$ entsprechen würde. Letzteres ist bei Pflanzen bisher nicht nachgewiesen. Offenbar liegt die Präsentationszeit noch innerhalb dieses Gebietes. Die zeitliche Ausdehnung des geradlinigen Anstieges muß also mit Abnahme der Reizintensität wachsen und die Grenze dürfte eher mit einer gewissen Erregungshöhe, also mit einem gewissen Produkte $i \cdot t$ zusammenfallen als mit einem absoluten Zeitwerte.

Wenn diese Vorstellungen richtig sind, so ergibt sich nun auch, daß das Reizmengengesetz für Einzelreize theoretisch nur angenähert gültig zu denken ist, wie genau es auch experimentell stimmen mag. Gefordert wurde seine Gültigkeit schon von Nathansohn und mir auf Grund unserer Versuche über intermittierende Reize und der Befunde von Fitting (14, S. 189). Die damals vorliegenden experimentellen Daten genügten der Forderung nicht ganz. Daraus, daß mit dem Anwachsen der reizlosen Intervalle bei Fittings geotropischen Versuchen der Effekt schließlich unter das Maß sank, das durch die Summe der Einzelwirkungen gegeben ist, wurde aber geschlossen, daß bei kürzeren Intervallen nur die Abweichungen zu gering sind, als daß sie festgestellt werden könnten (14, S. 190). Das entspricht auch meinem heutigen Standpunkte.

Wir haben somit die Kurve der Erregung, die beim Einwirken eines konstanten Reizes auftritt, in zwei hypothetische Komponenten gespalten. Die Erregung würde mit einer von der Reizintensität abhängigen Geschwindigkeit geradlinig und endlos ansteigen, wenn nicht die Gegenreaktion ihr entgegenarbeitete, die bestrebt ist, den Organismus in das Gleichgewicht mit der Erregung 0, die beim Ausbleiben jedes Reizes vorliegt, zurückzuführen.

Dadurch weicht der Verlauf der wirklich zustandekommenden Erregung immer stärker vom gradlinigen Anstiege ab, und geht schließlich in die Horizontale über, bei der er konstant bleibt, da nun primäre Erregung und Gegenreaktion sich das Gleichgewicht halten. Hört die Reizung auf, so fällt die Erregung durch die Wirkung der Gegenreaktion, und zwar mit abnehmender Geschwindigkeit, da mit der Annäherung an das Gleichgewicht das sie bedingende Bestreben immer schwächer wird.

Das sind die Vorstellungen, die wir uns von den Vorgängen bei konstanten Verhältnissen machen können. Beim Phototropismus und der Phototaxis kommt nun aber noch ein komplizierender Faktor hinzu, das ist die Stimmungsveränderung, die immer dann vor sich gehen wird, wenn ein Beleuchtungswechsel erfolgt, also vor allem dann, wenn ein Dunkelkeimling ans Licht gebracht wird. Das Steigen der Stimmung ruft, wie wir gesehen haben, eine Verminderung der Empfindlichkeit hervor, die sich z. B. in der Verlängerung der Präsentationszeiten ausdrückt. Je niedriger die Stimmung, desto eher wird die Erregungshöhe erreicht, die eine nach außen sichtbare Reaktion hervorruft, desto steiler wird also der Erregungsanstieg sein. Aus den Untersuchungen von Oltmanns (16, S. 11, 15, 16) sieht man aber auch, daß überhaupt alle Reizwirkungen mit Erhöhung der Stimmung an Intensität abnehmen; so mußte z. B. zur Erzielung der Indifferenz bei am Lichte gewachsenen Keimlingen eine höhere Beleuchtungsintensität angewendet werden, als bei niedrig gestimmten; negative Krümmung wurde bei den angewendeten Lichtintensitäten überhaupt nur bei etiolierten Keimlingen erreicht. Entsprechend ist das Verhalten bei phototaktischen Organismen, und auch bei der Netzhaut entspricht der Dunkeladaptation die niedrigste Schwelle.

Wir können aus all' dem ersehen, daß die Erregung durch irgend einen Reiz um so intensiver sein wird, je niedriger die Stimmung ist. Eine gewisse Erregungshöhe ist aber Bedingung, nicht nur für die Überschreitung der heliotropischen Reizschwelle, sondern auch für das Zustandekommen einer negativen Reaktion oder der Indifferenz. Ich sehe also jetzt die Bedingung für die Umschaltung zu negativer Reaktion, oder, mit einem glücklicheren Ausdrucke, den Wo. Ostwald geschaffen hat, für die Sinnesumkehr der heliotropischen Reaktion einfach in der hohen Erregung, d. h. in der Intensität, mit der die auf die Perzeption folgenden Vorgänge in der Reizkette sich geltend machen. Die Ausdrucksweise, wie ich sie in meiner vorigen Arbeit [z. B. Zusammenfassung Nr. 10] gebrauchte, mußte ich verlassen, da sie die Sache nicht trifft. Wenn nach meiner jetzigen Auffassung die Höhe der tropistischen Erregung für die Induktion des negativen Krümmungsbestrebens maßgebend ist, so wird eine einseitige Belichtung während der ganzen Zeit (der Präsentationszeit für die negative Krümmung) nötig sein, um sie hervorzurufen. Früher hielt ich es auch für möglich, daß dieser Zustand des negativen Krümmungsbestrebens nur durch die Stimmung

der Pflanze bedingt und durch jede Belichtung hervorgerufen würde. Für diese Annahme scheint allerdings der Befund von Loeb (12, S. 576, vgl. diese Arbeit S. 426) zu sprechen. Eine wirkliche Entscheidung wäre durch neue Versuche, wo möglich mit intensiverer Beleuchtung, zu erbringen.

Eine so hohe Erregung, wie sie für negative Reaktion nötig ist, wird jedenfalls bei den im Dunkeln gezogenen Pflanzen schon bei einer Lichtintensität erreicht werden, bei der eine hochgestimmte noch positiv reagiert. Das geht aus Oltmanns Beobachtungen klar hervor. Sehen wir nun zu, in welcher Weise die Veränderung der Stimmung auf den Erregungsverlauf eines Organismus wirken wird, der, aus dem Dunkeln kommend, plötzlich einseitiger starker Belichtung ausgesetzt wird. Der im vorigen Abschnitte skizzierte Erregungsverlauf ist für konstante Stimmung gedacht. Ich durfte zunächst von diesen Veränderungen ganz absehen, weil es sich um Belichtungen von nur Präsentationszeitdauer handelte, wo entweder die Zeit zu kurz oder die Lichtintensität zu schwach war, als daß die Stimmungsveränderung merklich hineingespielt hätten. Jetzt aber wollen wir zu längeren Induktionen und größeren Reizintensitäten übergehen und versuchen, uns ein Bild davon zu machen, wie in meinen Experimenten Indifferenz und negative Reaktion zustande kommen konnten. Wir wollen uns dabei gegenwärtig halten, daß nach meiner Anschauung eine gewisse Erregungshöhe positive Reaktion bedingt, daß bei einer gewissen größeren — Umschaltung oder Sinnesumkehr stattfinden wird, und daß zwischen beiden ein Gebiet liegen muß, in dem beide einander entgegenwirkend Indifferenz vortäuschen. Dann ist es klar, daß im Beginn der einseitigen Belichtung, auch wenn diese noch so intensiv ist, die Erregung so niedrig sein wird, daß anfangs gar keine, nach längerem Ansteigen positive Reaktion induziert wird. Wird an der Grenze zwischen beiden die Belichtung unterbrochen und es ergibt sich positive Krümmung, so sind wir an der Zeitschwelle, die man Präsentationszeit nennt. Es steigt aber die Erregung weiter an und erreicht schließlich eine solche Intensität, daß die auf negative Reaktion hinzielenden Prozesse ausgelöst werden, durch deren Entgegenwirken zunächst ein Gleichgewicht zwischen positiven und negativen Krümmungsbestrebungen, d. h. Indifferenz, entsteht, die wiederum durch Unterbrechen der Belichtung nachgewiesen werden kann[1]). Eine etwas längere Reizung bewirkt dann Überwiegen der negativen Reaktion.

Nun haben wir aber gesehen, daß mit Beginn der Belichtung auch die Stimmung anfängt zu steigen. Zuerst macht sich das noch nicht so sehr bemerkbar, aber später bewirkt sie ein stärkeres Herabdrücken der Erregung, da diese außer von der Intensität des Reizanlasses auch von der Stimmung,

[1]) Die von Fitting in seinem Referate (4, S. 326) vermuteten Widerstände, die sich bei Versetzung etiolierter Keimlinge in starke Beleuchtung anfangs dem Ablaufe der Reaktion entgegenstellen, sehe ich demnach in den einsetzenden, auf negative Reaktion hinwirkenden Prozessen. Sie werden durch Vorbelichtung beseitigt, weil dann keine so hohe primäre Erregung mehr erreicht wird.

d. h. dem Zustande der hypothetischen Perzeptionsstrukturen abhängig ist. Es wird also nach einiger Zeit derselbe Reiz, der im Beginne, bei niedriger Stimmung, eine starke Erregung bewirkt hat, an Wirkung verlieren, die Erregung wird sinken und kann sekundär unter das für negative Reaktion nötige Maß heruntergehen (Fig. 6). Wir sehen daher auch in Oltmanns Versuchen, daß Keimlinge, die erst negativ reagiert haben, später gerade

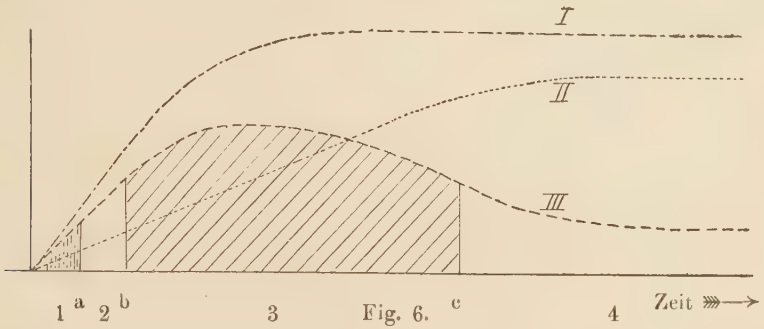


Fig. 6.

Die Figur 6 soll schematisch darstellen, wie die durch die Kurve I ausgedrückte Erregung, die mit der Dauer der Belichtung steigt, um dann durch das Mitwirken der Gegenreaktion allmählich konstant zu werden, durch die langsamer ansteigende Stimmung. (Kurve II) nachträglich wieder sinkt (Kurve III). Der Zwischenraum zwischen I und II entspricht ungefähr dem zwischen der Ordinatenachse und III. Das wurde nur der Einfachheit und Anschaulichkeit wegen so dargestellt, da ja die Masse von I und II willkürlich und nicht vergleichbar sind. — Es entspricht somit auch der Zwischenraum zwischen I und III dem zwischen II und der Ordinatenachse, wodurch die Depression der Erregung (I) auf die Gestalt von III klar wird.

Man sieht nun an III, wie bei a die Erregung ausreicht, um sichtbare Krümmung zu veranlassen (Präsentationszeit). Bei b wird die Erregung so groß, daß negative Bestrebungen von genügender Intensität ausgelöst werden, um ein Ausbleiben der Krümmung zu bewirken. Bei c ist dann durch das Ansteigen der Stimmung die Reizstärke des betreffenden Lichtes so weit gesunken, daß wieder positive Krümmung auftritt.

Die Zahlen 1—4 entsprechen denen der Fig. 3, mit der Fig. 5 zu vergleichen ist. Jene drückt das äußere Geschehen bei verschiedenen Induktionszeiten und Lichtintensitäten aus, diese das Zustandekommen desselben durch das Zusammenwirken der hypothetischen Komponenten des inneren Geschehens.

werden und sogar positiv reagieren, wenn die Stimmung genügend gestiegen ist (16, S. 17). Ein solches Verhalten fordert Fitting nach der in meiner vorigen Arbeit entwickelten Vorstellung. In der Arbeit von Oltmanns kann man sehen, daß es verwirklicht ist.

Denken wir uns eine geringere Lichtstärke wirksam, so wird die negative Krümmung an Intensität abnehmen, und an der Grenze von positiver und negativer Reaktion werden die Keimlinge indifferent scheinen. Aber auch zeitlich wird die, nachträglich in positive übergehende negative Reaktion mit der Abnahme der Lichtintensität an Gebiet verlieren, bis nur erstere erscheint. Es wird deshalb verständlich, daß sie bei dauernder Belichtung durch die Auer- und Nernstlampe von der intensiveren positiven Reaktion

verdeckt wird, sowie auch die anfänglich induzierte positive Reaktion von der stärkeren negativen verhindert werden kann in die Erscheinung zu treten. Wird aber die Belichtung rechtzeitig unterbrochen, so daß die Stimmung verhindert wird, weiter anzusteigen und keine positive Reaktion mehr induziert wird, so kann die negative Reaktion oder doch Indifferenz sich nach außen bemerkbar machen und ein entsprechendes Verhalten der ins Dunkle gestellten Keimlinge bewirken. Wir würden demnach hinter den Erscheinungen, die wir bei Unterbrechung der Reizung nachträglich auftreten sehen, dieselben Ursachen vermuten dürfen, die bei dauernder Reizung nur dann einen entsprechenden äußeren Effekt haben, wenn sie wesentlich intensiver einwirken, weil jeder folgende Impuls das Bestreben hat, den vorhergehenden auszulöschen.

Daß eine Erregung in ihrem Verlaufe noch durch nachträgliche Reizung beeinflußt werden kann, habe ich schon auf S. 30 hervorgehoben. Es darf daraus geschlossen werden, daß der Verlauf der Reizkette nicht einseitig fortschreitend von der Perzeption zur Reaktion zu denken ist, sodaß also ein einmal induziertes Krümmungsbestreben, ohne später verändert werden zu können, bis zur Reaktion durchliefe, sondern daß in der lebenden Pflanze ein verwickeltes Netz von Vorgängen, die mannigfach verknüpft sein können, entsteht, ein Hin- und Wiederwirken von physikalischen und chemischen Vorgängen, die, selbst wenn sie da oder dort gepackt werden, noch lange kein Bild von dem eigentlich wichtigen Lebensvorgange geben können. Man kann sich vorstellen, daß allerlei Seitenprozesse, die keine unwesentlichen Nebenreaktionen zu sein brauchen, ausgelöst werden und daß so der ganze Organismus an der Erregung teilnimmt, bis allmählich die Gegenreaktionen das Gleichgewicht wieder herstellen. Inzwischen können aber diese Seitenprozesse den inneren Zustand des ganzen verändern und so das schließlich nach außen sichtbare Geschehen beeinflussen. Des Näheren können alle diese Vorgänge noch nicht dargelegt werden, meine Untersuchungen haben aber wohl gezeigt, daß man sich alles immer noch zu einfach vorgestellt hat. Man kommt mit den alten, an sich vielleicht anschaulicheren Vorstellungen nicht mehr aus.

Ein ähnlicher Gang des Stimmungs- und Erregungsverlaufes wäre nun auch für phototaktische Organismen und chemotropische Pflanzenteile anzunehmen. Da oben (S. 19 ff.) die Ähnlichkeit des äußeren Verhaltens dargelegt wurde, verzichte ich darauf, alle diese Erscheinungen speziell auf die entwickelten theoretischen Anschauungen zurückzuführen. Nur die von Groom und Loeb (7) beschriebene „paradoxe“ Gleichheit im Benehmen solcher Balanuslarven, die aus dem Dunkeln und solcher, die aus intensiver Beleuchtung kamen, wenn sie in diffuses Tageslicht versetzt werden, soll noch theoretisch besprochen werden. Beide Gruppen reagierten nämlich erst positiv, dann negativ phototaktisch. Die aus dem Hellen kommenden waren sehr hoch gestimmt; die mittlere Lichtintensität, die dann auf sie einwirkte, hatte also nicht die Kraft, eine Erregung von der Stärke zu bewirken, daß

negative Reaktion entstanden wäre. Später, nachdem die Stimmung gesunken war, reagierten sie dann negativ wie immer bei dauernder Belichtung von einer gewissen Stärke. Bei den Tieren, die im Finstern gewesen waren, hatten Stimmung und Erregung einen sehr tiefen Stand. Bevor letztere zur vollen Höhe angestiegen war, trat positive Reaktion ein, die später, nach weiterem Anstieg, in negative umschlug. Bei diesen Organismen stieg also die Stimmung in diffusem Tageslichte nie so hoch, daß dauernde positive Reaktion eingetreten wäre. Man könnte das vielleicht so ausdrücken, daß ihre „Eigenstimmung" niedrig war, womit gesagt sein soll, daß die, die Variationsbreite der Stimmung bedingenden Faktoren eine Beschränkung nach oben verursachten. Diese Eigenstimmung oder der Stimmungsumfang kann dann seinerseits wieder durch andere Einflüsse, wie Temperatur, chemische Agentien, Alter usw. verschoben werden, worüber in den Arbeiten von Strasburger, Oltmanns, Wiesner und Loeb mancherlei zu finden ist.

Es müssen diese letzten Erwägungen auch zur Vorsicht mahnen, nicht zu sehr zu verallgemeinern, da man nie weiß, wo die spezifischen Grenzen liegen. So brauchen z. B. nicht bei jeder Lichtintensität die vorbelichteten Keimlinge mit maximaler Geschwindigkeit positiv zu reagieren, und es braucht nicht auf jede negative später eine positive heliotropische Krümmung zu folgen. Es brauchen überhaupt nicht in allen heliotropischen Pflanzenteilen beide Reaktionsmöglichkeiten, die positive und negative, vorzuliegen. Es gelang z. B. bisher nicht, negativ heliotropische *Sinapis*wurzel durch schwaches Licht positiv zu machen. Überhaupt bleibt noch ein weites Feld für die extensive Forschung übrig, zu der Wiesner den ersten Grund gelegt hat. Hier konnte nur ein Schema gegeben werden.

Um noch einmal zusammenzufassen, so glaube ich bei dem verhältnismäßig schwachen Lichte von Nernst- und Auerlampe den ersten Anfang derselben Erscheinungen beobachtet zu haben, die bisher nur für das weit stärkere der Bogenlampe oder das konzentrierte Licht der Sonne bekannt waren. Was dort bei dauernder Belichtung leicht in die Augen fiel, mußte hier allerdings erst durch rechtzeitige Unterbrechung der Reizung vor der Verwischung durch intensivere Reize bewahrt werden. So gewinnt auch die Verzögerung der Reaktion niedrig gestimmter Keimlinge bei starkem Lichte, als deren Ursache ich schon früher eine vorübergehende Indifferenz angesprochen hatte, an Klarheit. Es ist jetzt kaum mehr zu bezweifeln, daß diese Indifferenz mit der lange bekannten bei intensiverem Lichte identisch ist. Für diese Anschauung spricht: 1. die Möglichkeit des Auftretens negativer Reaktionen, 2. der spätere Übergang ins positive, 3. die Bewirkung durch ein Licht von größerer Intensität als desjenigen, das rein positive Reaktion hervorruft. Dadurch, daß ich meine Keimlinge durch rechtzeitige Versetzung ins Dunkle vor einer zu großen Stimmungserhöhung bewahrte, konnte das relativ schwache Licht nach außen hin eine Wirkung ausüben, die bei dauernder Belichtung und dadurch weiter ansteigender Stimmung nur durch weit intensiveres ausgeübt wird.

Nun wird es auch verständlich, warum die bei Licht von einer gewissen Stärke an (Optimum Wiesners) auftretende Verzögerung der Reaktion im Dunkeln gewachsener Keimlinge durch Vorbelichtung vermieden werden kann. Es wird dann das negative Krümmungsbestreben, das im Widerstreit mit dem positiven vorübergehende „Indifferenz" erzeugt, bei der höheren Stimmung gar nicht erst induziert, weil die Erregung nicht die entsprechende Höhe erreichen kann. Daher können sogleich die auf positive Reaktion hinzielenden Prozesse ohne Hemmung ihren Lauf nehmen. Andererseits wird bei zu hoher Stimmung durch Erhöhung aller Schwellenwerte und dadurch bedingte Herabsetzung der Erregungsgröße auch wieder eine Verzögerung der Reaktion eintreten. Es muß demnach für jede Reizintensität ein Optimum der Stimmung geben, das ich bei meinen Objekten mit jener übereinstimmend fand, die durch längere Einwirkung desselben Lichtes entsteht. Ob diesem Zusammentreffen eine innere Bedeutung zukommt, wage ich nicht zu entscheiden. Ich neige aber auch heute der Anschauung zu, daß der heliotropische Stimmungswechsel auf eine Anpassung der Reizstrukturen an die herrschenden Lichtverhältnisse hinzielt, also eine Adaptation darstellt, ähnlich wie sie für die Retina bekannt ist. Offenbar liegt es im Wesen des Lichtsinnes begründet, daß die zu seiner Betätigung dienende Reizbarkeit nicht ohne weiteres befähigt ist, innerhalb einer so weiten Intensitätsskala befriedigend zu wirken, wie sie in der Natur vorliegt, sondern daß sie je nach dem Bedürfnis eingestellt werden muß, um volle Leistungsfähigkeit zu erwerben. Es schwanken ja auch die Lichtdifferenzen, die vom Organismus wegen ihrer Wichtigkeit für sein Bestehen unterschieden werden müssen, innerhalb so weiter Grenzen, wie es kaum bei einem anderen Reizanlaß der Fall ist. Jedenfalls ist es verständlich, daß der Schweresinn, der nur mit der praktisch überall auf der Erde gleichförmigen Kraft g zu rechnen hat, keine derartige Einstellbarkeit aufweist, daß also geotropische Stimmungsveränderungen durch adäquate Reize nicht bekannt sind. Ein negativ geotropisches Organ krümmt sich bei Zentrifugalversuchen immer nach innen, sobald die Reizschwelle überschritten ist; eine positive Reaktion auf schwache Reize kommt dort nicht vor, ebensowenig eine negative bei starker Reizung positiv reagierender Pflanzenteile.

Dagegen liegen die Dinge, wie es scheint, auf dem Gebiete der chemischen Reizbarkeit ganz ähnlich wie bei der Lichtreizbarkeit. Auch die chemischen Reize bieten eine für den Organismus wichtige, feine quantitative Abstufung. Auch dort finden wir bei schwacher Erregung positive, bei starker negative Reaktion, auch dort ist die Stärke der Erregung außer von der Intensität des Reizanlasses von dem inneren Zustande des Organismus stark abhängig.

Nach meiner Auffassung ist der Lichtstimmungswechsel sowohl bei der heliotropischen Pflanze wie bei der Netzhaut ein Vorgang eigener Art, hervorgerufen durch Beleuchtungswechsel und hinzielend auf eine Anpassung der Reizstrukturen (des hypothetischen Perzeptionsorganes) an die Beleuchtungsverhältnisse. Das, worauf es an dieser Stelle ankommt, formuliert Hering

für die Netzhaut (9, S. 73) folgendermaßen: „Die verschiedenen Grade der allgemeinen Beleuchtung erfordern also verschiedene Anpassungszustände des Auges, und umgekehrt entspricht jedem Anpassungszustande eine besondere, für diesen Anpassungszustand optimale Beleuchtungsstärke, wenn das Auge das unter den gegebenen Verhältnissen mögliche Maximum der Deutlichkeit des Sehens erreichen soll —." Derselbe Forscher hat schon früh die Auffassung der Stimmungserhöhung der Netzhaut beim Wechsel von dunkel zu hell als Anpassung betont, und gezeigt, daß die Adaptation nicht als Ermüdung aufgefaßt werden kann. Für die Pflanze ist allerdings ein solcher Satz immer noch mehr Programm als erwiesene Tatsache. Immerhin denke ich, daß alle Analogien, auch die in dieser Arbeit neu hinzugekommenen, für ein ungefähr gleiches Verhalten sprechen. Die Übereinstimmungen zwischen den Stimmungsveränderungen der heliotropischen Pflanze und der Adaptation der Netzhaut bestehen hauptsächlich in folgendem:

1. Beide folgen der Veränderung der Lichtstärke nach oben und unten, nach oben aber schneller.

2. Die vollendete Stimmungsanpassung bewirkt die kürzeste Reaktionszeit, d. h. sie ermöglicht die höchste, rein positive Reaktion hervorrufende Erregung. Die Adaptation ermöglicht die Ausnutzung großer Helligkeiten durch größtmögliche Sehschärfe.

3. Die Lichtanpassung bedingt in beiden Fällen ein Steigen der zur Erzielung eines bestimmten physiologischen Effektes nötigen Beleuchtungsmenge, also z. B. an der Reizschwelle eine Verlängerung der Belichtungszeit oder eine Verstärkung der Beleuchtung.

4. Je länger eine bestimmte Lichtintensität gewirkt hat, desto länger bleibt die ihr entsprechende Stimmung erhalten, resp. desto langsamer geht nachher ein neuer Wechsel vor sich.

Ob die von mir entwickelten Anschauungen und hypothetischen Folgerungen sich mit späteren Befunden werden vereinigen lassen, läßt sich heute nicht sagen, ist auch von keiner großen Bedeutung. Einen eigentlichen Wert aber würden die theoretischen Erörterungen gewinnen, wenn sie zur Entdeckung neuer Zusammenhänge führen würden, auch wenn sie, wie das z. B. schon in dieser Untersuchung der Fall war, dabei modifiziert werden müßten. Da aber die Verhältnisse offenbar äußerst verwickelt sind, ist die Beschaffung neuen Tatsachenmaterials die Hauptsache.

X. Zusammenfassung.

1. Die heliotropische Reizintensität nimmt mit der Beleuchtungsstärke dauernd zu.

a) Das sogenannte Optimum (Wiesner) zeigt sich bei der Reaktionszeit nur dann, wenn die benutzten Keimlinge auf wesentlich niedrigere Lichtintensität gestimmt sind als sie der heliotropisch wirksamen Belichtung entspricht.

b) Eine Abnahme der Krümmungswinkel bei intensiverem Licht sieht man nur dann, wenn niedrig gestimmten Pflanzen nicht genug Zeit zur Vollendung der Reaktion gelassen wird. Schließlich erreichen sie dieselbe maximale Krümmung wie die bei „optimaler" Belichtung.

c) Das gleiche geht aus der stetigen Abnahme der Präsentationszeiten mit der Steigerung der Lichtintensität hervor.

2. Die Zunahme der Reaktionszeiten etiolierter Pflanzen mit der Steigerung der Beleuchtungsstärke über ein gewisses Maß hat ihre Ursache darin, daß unter diesen Umständen (niedrige Stimmung, intensives Licht) schon negativ heliotropische Tendenzen ausgelöst werden, die im Kampf mit den positiven eine vorübergehende Indifferenz vortäuschen. Die eigentliche positive Reaktion beginnt erst, wenn die Stimmung bis zu einer gewissen Höhe gestiegen ist.

3. Die Aktivierung der negativen Tendenzen, (die bei sehr starkem Lichte wirkliche negative Krümmungen bewirken), ist an eine gewisse Erregungshöhe gebunden, die erst mit der Zeit erreicht wird. Wird die Belichtung vorher unterbrochen, so tritt positive Krümmung ein. Nach einer gewissen längeren Induktion aber halten sich positive und negative Tendenzen gerade die Wage, sodaß äußerlich keine Reaktion sichtbar wird, die Pflanzen scheinen indifferent. Wird eine genügende Lichtmenge in so kurzer Zeit appliziert, daß die Umstimmung noch nicht mitwirkt, so treten negative Reaktionen auf.

4. Die in der Zeiteinheit erreichte Erregungshöhe ist eine Funktion der Beleuchtungsintensität und der Stimmung. Bei einer gewissen minimalen Erregungshöhe tritt äußerlich sichtbare Krümmung auf. Das dazu erforderliche Lichtquantum (Induktionszeit $\times$ Beleuchtungsintensität) wächst mit der Stimmung, daher also bei konstanter Lichtstärke die Präsentationszeit bei Dunkelkeimlingen am kürzesten ist und durch Vorbelichtung wächst.

5. Nimmt man umgekehrt die Länge der Präsentationszeit bei einer bestimmten Beleuchtungsintensität als Maß der Stimmung, so ergibt sich, daß diese mit der Dauer der Belichtung erst langsam, dann schnell und dann wieder langsam steigt, und [bei den geprüften Lichtintensitäten] bald konstant wird.

6. Läßt man auf eine Induktion, die nachträglich im Dunkeln positive Reaktion hervorrufen würde, eine allseitige gleich intensive Belichtung unter Rotation folgen, so wird bei kurzen Induktionszeiten das Krümmungsbestreben durch verhältnismäßig kurze Rotation (in meinen Versuchen etwa gleich lang wie die Induktion) völlig ausgelöscht. Soll bei nachträglicher dauernder allseitiger Reizung Reaktion auftreten, so muß sehr lange (bei mir 25 Minuten) induziert werden.

7. Bei mikroskopischer Beobachtung der heliotropischen Krümmung konnte nie ein sofortiger Beginn beobachtet werden, die kürzeste Reaktionszeit war 20 Minuten. Eine meßbare Hemmung des Wachstums durch Belichtung und Transpirationssteigerung, die etwa die sogenannte Indifferenz hätte hervorrufen können, ließ sich nicht nachweisen.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, im April 1909.

Protokolle.

Die wiedergegebenen Versuchsprotokolle sind nur herausgegriffen. Die meisten Resultate wurden viel häufiger beobachtet, als es nach ihnen scheinen könnte. Nur die mikrometrischen Messungen, soweit sie mit künstlichem Licht und Beobachtung des Krümmungsbeginnes angestellt wurden, sind sämtlich wiedergegeben. Über die Hemmung des Wachstums durch Belichtung wurden mehr Versuche angestellt, die aber nichts neues ergaben. Die Experimente, die die Erhöhung der Präsentationszeit durch Belichtung vor der Nernstlampe erwiesen, sind ganz weggelassen. Ihre Ergebnisse findet man in Tab. 5 S. 25.

Erklärung der Zeichen (vgl. S. 14).

\+ = deutliche positive Krümmung
++ = starke „ „
× = Krümmung geht zurück
∞ = keine Reaktion
— = negative Reaktion
? = die betreffende Krümmung noch schwach.

Vorübergehende Indifferenz von Dunkelkeimlingen bei hellem Licht.

1. *Panicum miliaceum,* Dunkelkeimlinge von 2,5—3 cm.

15° C. 65% Luftfeuchtigkeit.

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung, wobei die Präsentationszeit 8 Sekunden beträgt

a) zwei Töpfe nach 35 Min.,
b) „ „ „ 45 „ um 180° gedreht,
c) „ „ stehen still.

Die Belichtung beginnt 10h 35′. Erster Beginn der Krümmung nach zwei Stunden.

12h 45′	a)	2 + ? 12 ∞
nach 130′	b)	12 ∞
	c)	4 + ? 9 ∞
12h 55′	a)	1 + 5 + ? 8 ∞
nach 140′	b)	12 ∞
	c)	6 + 6 + ??
1h 20′	a)	1 + 7 + ? 6 ∞
nach 165′	b)	4 + ? 8 ∞
	c)	8 + 5 + ?

Die Indifferenz dauerte also offenbar eine kürzere Zeit als 35 Minuten, da die stillstehenden früher reagierten. Immerhin sieht man auch schon an diesem Versuche, daß die Reaktion durch den Richtungswechsel in der

Belichtung nicht um die volle Zeit bis zu dieser Prozedur verlängert wurde, d. h. daß die Reaktionszeit der in anderer Richtung vorbelichteten Keimlinge wesentlich verkürzt ist. In dem folgenden Versuche wurde das Umdrehen früher vorgenommen.

2. *Panicum miliaceum,* Dunkelkeimlinge, Hypocotyl 2—2,5 cm, etwa dreimal so lang als die Coleoptile.

15° C, 65% Luftfeuchtigkeit.

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

a) zwei Töpfe werden nach 25 Min.,
b) „ „ „ 30 „ um 180° gedreht,
c) „ „ stehen still.

Belichtung beginnt 11h 5′, nach 2 Stunden die ersten Krümmungen.

1h 5′	a)	6 + ??	10 ∞		
nach 120′	b)	4 + ??	10 ∞		
	c)	4 + ??	11 ∞		
1h 15′	a)	3 +	6 + ?	7 + ??	
nach 130′	b)	4 +	5 + ?	4 + ??	1 ∞
	c)	3 +	9 + ?	3 + ??	
1h 25′	a)	9 +	7 + ?		
nach 140′	b)	8 +	5 + ?	1 + ??	
	c)	10 +	5 + ?		

Alle reagieren gleichzeitig. Man sieht, daß die heliotropische Belichtungszeit unter diesen Umständen etwa 30 Minuten beträgt. Nach einer halben Stunde werden also die auf die Reaktion hinzielenden Prozesse so merklich, daß eine wenig später vorgenommene Änderung der Beleuchtungsrichtung verzögernd auf die Reaktion wirkt.

3. *Brassica Napus,* Dunkelkeimlinge von 3—4 cm.

16° C, 65% Luftfeuchtigkeit.

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

a) drei Töpfe nach 25 Min. um 180° gedreht,
b) „ „ stehen still.

Belichtung beginnt 5h 10′, nach 2 Stunden erster, noch undeutlicher Beginn.

7h 20′	a)	4 +	10 ∞
nach 130′	b)	2 +	16 ∞
7h 30′	a)	6 +	8 ∞
nach 140′	b)	5 +	13 ∞
7h 40′	a)	9 +	5 ∞
nach 150′	b)	10 +	8 ∞
7h 50′	a)	13 +	1 ?
nach 160′	b)	17 +	2 ?

Auch hier also keine Verzögerung durch die Richtungsänderung der Belichtung. Das Material eignet sich aber für solche Versuche weniger als die Gramineenkeimlinge. Die Grenze der heliotropischen Zeit wurde daher nicht festgestellt. Mit *Lepidium sativum* wurden entsprechende Versuche mit gleichem Erfolge ausgeführt.

Indifferenz schwach vorbelichteter Keimlinge.

4. *Avena sativa.* 8. XII, 16° C, 55% Luftfeuchtigkeit.

Vorbelichtung unter Rotation von 1h 15′ bis 5h 15′ in 1 m Entfernung von der Auerlampe, vorgeschaltet Dämpfungsscheibe II und IV und ein Blatt Fließpapier. Diese, sehr schwache Beleuchtung hat nach den 4 Stunden eine deutliche Reaktion bei einem stillstehenden Topf bewirkt, die nach dem Fortnehmen der Lichtdämpfung bald zunimmt.

Trotz dieser Vorbelichtung zeigen die Pflanzen nachher bei 100 cm ohne Dämpfung eine vorübergehende Indifferenz. Obgleich nämlich ein Topf 10 Minuten nach dem Anhalten des Klinostaten, ein anderer nach weiteren 15 Minuten um 180° gedreht wurde, reagierten die Keimlinge in beiden zu gleicher Zeit wie in einem dritten, der vom Anhalten des Klinostaten und Beseitigung der Lichtdämpfung an stillgestanden hatte.

Klinostat angehalten u. Lichtdämpfung entfernt.	a) nach 10 Min.	b) nach 15 Min.	c)
5h 15′	um 180° gedreht.		steht still.
6h 15′	4 + ?? 5 ∞	3 + ?? 4 ∞	3 + ?? 4 ∞
6h 22′	3 + ? 4 + ?? 2 ∞	3 + ? 2 + ?? 2 ∞	2 + ? 3 + ?? 1 ∞
6h 30′.	6 + 3 + ?	5 + 2 + ?	5 + 2 + ?

Indifferenz stark vorbelichteter Keimlinge bei schwachem Lichte.

5. *Avena sativa.* 9. XII, 16° C, 60% Luftfeuchtigkeit.

Vorbelichtung von vier Töpfchen a—d unter Rotation am Fenster in hellem diffusem Tageslichte von 9h 50′—11h 1′. Aufstellung in rotgelbem, unwirksamem Lichte in 100 cm von der Auerlampe. Belichtung hinter II + IV beginnt 11h 2′, ein frischer Dunkeltopf daneben = e, a nach 10, b nach 15, c nach 20 Minuten um 180° gedreht, d steht still.

Beginn 11h 2′	a	b	c	d	e
12h 15′	∞	∞	∞	∞	+ ?
12h 25′	∞	∞	∞	∞	+
12h 40′	∞	∞	∞	∞	+
12h 50′	5 + ?? 5 ∞	1 + ?? 5 ∞	3 + ?? 4 ∞	3 + ?? 4 ∞	++
1h	5 + ? 3 + ?? 2 ∞	4 + ? 1 + ??	3 + ? 4 + ??	4 + ? 3 + ??	++

Es reagieren somit die nach 10, 15, 20 Minuten um 180° gedrehten Keimlinge von a, b und c ebenso schnell wie die still stehenden in d. Also auch bei der Versetzung von hellem Licht in schwaches, anfangs „Indifferenz“. Man kann daraus schließen, daß die Wirkung des schwachen Lichtes, solange die Keimlinge hoch gestimmt sind, unmerklich ist. Erst nach dem Fallen der Stimmung, also hier frühestens nach 20 Minuten, beginnt der auf heliotropische Reaktion hinzielende Vorgang kräftig einzusetzen. – Bei geringeren Lichtdifferenzen gelangen die Versuche Prot. 4 und 5 nicht.

Entstehung der Indifferenz.

6. a) *Brassica Napus,* Keimlinge von 5—6 cm Länge.
50 cm von der Nernstlampe ohne Dämpfung.
5. X. 16,5°.

10h 15′ gereizt	2,	4,	6,	8,	15,	20,	25,	30,	60,	120 Sek.
12h	+ ?	+ ?	+ ?	∾	∾	∾	∾	∾	∾	+ ? ?
12h 15′	+	+	+	∾	∾	∾	∾	∾	∾	+ ? ?
12h 30′	+	+	+	∾	∾	∾	∾	∾	∾	+ ? ?

b) *Brassica Napus,* Keimlinge von 2—3 cm Länge.
50 cm von der Auerlampe ohne Dämpfung.
14. XII. 15° 60%.

10h 45′ gereizt	5,	10,	20,	40 Sek.
12h 45′	+	+	∾	∾
1h	+	+	∾	∾
1h 20′	+	+	∾	∾

c) *Brassica Napus,* Keimlinge von 2—3 cm Länge.
100 cm von der Auerlampe ohne Dämpfung.

10h 30′ gereizt	1,	2,	4 Min.
12h 30′	∾	∾	∾
12h 45′	∾	∾	∾
1h	∾	∾	∾
1h 15′	∾	∾	∾

d) *Hordeum spec.*
100 cm von der Auerlampe ohne Dämpfung.
12. XII. 16° 65%.

10h 15′ gereizt	10,	60,	300 Sek.
12h	∾	∾	∾
12h 15′	∾	+ ?	∾
12h 30′	∾	+	∾
12h 45′	+ ? ?	+	∾
1h	+ ?	+	∾

e) *Hordeum spec.*
100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.
13. XII. 16° 70%.

11h 45′ gereizt	180,	240 Sek.
1	∾	∾
1h 20′	∾	∾
1h 30′	∾	∾
3h 45′	∾	∾

f) *Panicum miliaceum.*
100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.
19. XII. 16° 70%.

5h 15′—5h 20′ gereizt	20,	40,	80,	160,	320 Sek.
6h 30′	∾	∾	∾	∾	∾
6h 45′	∾	∾	∾	∾	∾
7h	+	+	+	+ ?	+ ? ?
7h 15′	+ +	+	+	+ ?	+ ? ?
7h 30′	+	+	+	+	+

g) *Panicum miliaceum.*

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

21. XII. 16° 70%.

10^h 25′—10^h 45′ gereizt	1,	5,	7,5,	10,	15,	20 Min.
12^h 40′	+ ??	+ ??	+ ??	∽	∽	∽
12^h 55′	+ ?	+ ?	+ ?	+ ??	∽	∽
1^h 10′	+	+ ?	+ ?	+ ??	∽	∽

h) *Panicum miliaceum.*

70 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

9. XI. 15° 60%.

10^h 30′—35′ gereizt	10,	20,	40,	80,	120,	160,	200,	240,	300 Sek.
12^h 45′	+	+	+	+ ?	+ ??	∽	∽	∽	∽
1^h	+	+	+	+ ??	∽	∽	∽	∽	∽
1^h 15′	+	+	+	∽	∽	∽	∽	∽	∽

7. a) *Avena satina.*

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung des Lichtes.

1. XI. 08. 15° 65%.

10^h 55′ gereizt	5,	10,	15,	20 Sek.
12^h 10′	1 + ? 5 + ?? 7 ∽	4 + ?? 7 ∽	4 + ?? 7 ∽	2 + ?? 9 ∽
12^h 20′	13 + ??	11 + ??	4 + ? 7 + ??	2 + ?? 9 ∽
12^h 30′	13 + ?	11 + ??	4 + ? 7 + ??	2 + ?? 9 ∽
12^h 40′	13 + ?	11 + ?	11 + ?	4 + ? 7 + ??
12^h 50′	13 +	11 +	11 +	11 + ?
1^h	13 +	11 +	11 +	5 + 6 + ?
1^h 15′	13 +	11 ×	11 ×	× bis ∽

Also auch schon bei so kurzen Induktionen ein Abnehmen der positiven Reaktion mit der Verlängerung der Belichtung.

b) 1. XI. 15° 65%.

11^h gereizt	30	40	60	80 Sek.
12^h 10′	2 + ?? 10 ∽	∽	∽	∽
12^h 20′	4 + ?? 8 ∽	1 + ?? 10 ∽	∽	∽
12^h 30′	8 + ?? 4 ∽	5 + ?? 6 ∽	∽	∽
12^h 40′	12 + ??	7 + ?? 5 ∽	∽	∽
12^h 50′	12 + ??	12 + ??	— ??	— ??
1^h	4 + ? 8 + ??	∽ bis ×	— ??	— ??
1^h 15′	∽ bis ×	∽ bis ×	— ?	—

c) 2. XI. 15° 65%.

9^h 30′ gereizt	90	120 Sek
11^h 15′	3 + ?? 11 ∽	∽
11^h 30′	3 + ?? 11 ∽	∽
12^h	× bis — ??	—
12^h 25′	— ??	—
12^h 50′	∽	× bis ∽

d) 22. X. 14° 60%.

10^h 52′ gereizt	5,	10,	15,	20,	40,	60,	80,	100,	160,	220,	280,	480 Sek.
12^h 30′	∽	∽	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??	∽	∽	∽	∽	∽	∽
12^h 35′	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??	∽	∽	∽	∽
12^h 40′	+ ?	+ ?	+ ?	+ ?	+ ?	+ ?	+ ??	+ ??	∽	∽	∽	∽
12^h 45′	+ ?	+	+	+	+	+ ?	+ ??	+ ??	∽	∽	∽	∽
12^h 50′	+	+	+	+	+	+ ?	+ ??	+ ??	∽	∽	∽	∽
1^h	+	+	+	+	+	+ ?	+ ??	+ ??	∽	∽	∽	∽

Überwindung der Indifferenz.

8. *Avena sativa.*

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung des Lichtes.

13. XII. 08. 16° 70%.

11h 30′ gereizt	7,	10,	12,	15,	20,	25,	30,	35,	40 Min.
1h	∾	∾	∾	∾	∾	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??
1h 10′	∾	∾	∾	∾	∾	+ ??	+ ?	+ ?	+ ??
1h 20′	∾	∾	∾	∾	∾	+ ??	+ ?	+	+ ?
3h 45′	∾	∾	∾	∾	∾	∾	∾	∾	∾

Einfluß der Stimmung auf die Präsentationszeit.

9. *Avena sativa.*

100 cm v. d. Auerlampe, Gelbscheibe II + IV.

a) Ohne Vorbelichtung.

7. XI. 15° 60%.

10h 10′ gereizt	1,	2,	4,	8,	12 Sek.
11h 45′	∾	∾	∾	∾	+ ?
12h 5′	∾	∾	∾	+ ??	+
12h 20′	∾	∾	∾	+ ??	+

Präsentationszeit etwa 8 Sekunden.

9. XI. 15° 60%.

11h gereizt 10, 20, 40, 80, 160, 320, 640 Sek.

1h alle haben (mit der Länge der Induktionszeit zunehmend) reagiert.

Präsentationszeit kleiner als 10 Sekunden.

9. XI. 15° 60%. Schon am Vormittag benutzte Keimlinge.

5h gereizt	8,	12,	16,	20,	24 Sek.
7h	∾	+ ??	+	+	++

Präsentationszeit etwa 12 Sekunden, also durch die Vorbelichtung, obgleich 6 Stunden vergangen sind, etwas erhöht.

b) Vorbelichtung 1 Minute.

9. XI. 15° 60%.

5h 20′ gereizt	20,	30,	40,	60 Sek.
7h	∾	+ ??	+ ??	+ ??
7h 30′	∾	+ ?	+ ?	+ ?

Präsentationszeit 20—30 Sekunden.

10. XI. 15° 60%.

10h 45′ gereizt	20,	30,	40,	50,	60 Sek.
12h 45′	∾	+	+	+	+

Präsentationszeit 20—30 Sekunden.

c) Vorbelichtung 2 Minuten.

9. XI. 15° 60%.

5h 10′ gereizt 50, 70, 90, 110, 130 Sek.

Resultat wegen starker individueller Differenzen fraglich, ebenso bei einem Versuch vom 11. XI.

13. XI. 16° 60%.

10h 38' gereizt	60,	80,	100,	120 Sek.
12h 20'	∾	∾	∾	+ ??
12h 40'	∾	∾	∾	+ ? (8 + ? 2 + ?? 1 ∾)
12h 55'	∾	∾	∾	+ (4 + 6 + ? 1 ∾)
1h 10'	∾	∾	∾	× (10 × 1 + ??

Präsentationszeit 100—120 Sekunden.

16. XI. 14—15°, 50—55%.

10h 40' gereizt	70,	90,	110,	130 Sek.
12h	∾	∾	∾	∾
12h 15'	+ ??	∾	∾	∾
12h 30'	+ ??	∾	∾	+ ??
12h 45'	×	+ ??	+ ??	+
1h	∾	+ ??	+ ??	+
1h 15'	∾	+ ??	∾	+

Präsentationszeit 110—130 Sekunden.

d) Vorbelichtung 3 Minuten.

11. XI. 16°, 50%.

10h 35' gereizt	80,	100,	120,	140 Sek.
12h 5'	∾	∾	∾	∾
12h 15'	∾	∾	∾	∾
12h 35'	∾	∾	∾	∾
12h 55'	∾	∾	∾	∾

Präsentationszeit länger als 140 Sekunden.

13. XI. 16°, 60%.

10h 50' gereizt	60,	90,	120,	150 Sek.
12h 40'	∾	∾	∾	4 + ?? 6 ∾
12h 55'	∾	∾	∾	4 + ?? 6 ∾
1h 10'	∾	∾	∾	×

Präsentationszeit etwa 150 Sekunden.

14. XI. 16°, 65%.

10h 35' gereizt	120,	140,	160,	180 Sek.
12h 15'	∾	∾	+ ??	∾
12h 25'	∾	+ ??	+	∾
12h 40'	∾	∾	+	∾
1h	∾	∾	+	+ ?
1h 20'	∾	∾	×	+ ?

Präsentationszeit 140—160 Sekunden.

e) Vorbelichtung 5 Minuten.

14. XI. 16°, 65%.

11h—11h 5' gereizt	200,	240,	280,	320 Sek.
12h 15'	∾	∾	∾	∾
12h 25'	∾	∾	∾	∾
12h 40'	∾	∾	+ ??	+ ??
1h	∾	∾	+ ??	+ ??
1h 20'	∾	∾	×	∾

Die Induktionszeiten 280 und 320 Sekunden kommen offenbar der Präsentationszeit nahe.

17. XI. 16°, 55%.

10h 40'—46' gereizt 3, 4, 5, 6 Min.

12h 30' und 1h keine Reaktion, Präsentationszeit länger als 6 Minuten.

20. I. 15,5°, 60%.

9h 59'—10h 5' gereizt	3,	4,	5,	6 Min.
11h 35'	∾	∾	∾	∾
11h 45'	∾	∾	∾	∾
11h 55'	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??
12h 5'	+ ??	+ ??	∾	+ ??
12h 15'	+ ??	+ ??	+ ??	+ ??
12h 25'	×	×	∾	+ ?
12h 35'	×	×	∾	+
1h	∾	∾	∾	+

Präsentationszeit etwa 6 Minuten.

f) Vorbelichtung 10 Minuten.

14. XI. 16°, 65%.

11h 20'—32' gereizt	6,	8,	10,	12 Min.
12h 25'	∾	∾	∾	∾
12h 45'	∾	∾	∾	+ ??
1h	+ ??	+	+	+
1h 20'	∾	+	+ ?	+ ?

Präsentationszeit 6—8 Minuten.

15. XI. 15°, 50%.

10h 13'—23' gereizt	5,	6,	7,	8 Min.
12h 40'	∾	∾	∾	∾
1h	∾	+ ?	+ ?	+ ?
1h 20'	∾	+ ?	+ ?	+ ?

Präsentationszeit 6 - 8 Minuten.

22. I. 15,5°, 65%.

10h 5'—17' gereizt	6,	8,	10,	12 Min.
11h 40'	∾	+ ??	+ ??	+ ??
12h 15'	∾	+ ?	+ ?	+ ?

Präsentationszeit etwa 8 Minuten.

g) Vorbelichtung 20 Minuten.

24. I. 16°, 60%.

10h 45'—59' gereizt	6,	8,	10,	14 Min.
12h	∾	∾	2 + ??	3 + ??
12h 10'	∾	∾	2 + ??	5 +
12h 25'	+ ??	+ ??	+ ?	+
12h 45'	+ ??	+ ?	+ ?	+
1h	×	×	×	++

Präsentationszeit 6—8 Minuten.

Auf die Induktion folgende allseitige Belichtung.

10. *Avena sativa*, 100 cm v. d. Auerl., Dämpfungsscheiben II + IV.

16. XII. 17°, 60%.

10h 45' induziert 20 Sek., rotiert	20,	40,	80,	120 Sek.
12h 45'	+ ??	∾	∾	∾
1h	+	∾	∾	∾
1h 15'	+	∾	∾	∾

18. XII. 16°, 60%.

10h 10'—18' induziert	2 Min., rotiert	2,	4,	6,	8 Min.
12h 10'		+	≈	≈	≈
12h 40'		+	≈	≈	≈
1h 10'		×	≈	≈	≈

18. XII. 16°, 60%.

11h 17'—25' induziert	1,	2,	4,	8 Min.,	rotiert dauernd.
12h 40'	≈	≈	≈	≈	
1h	≈	≈	≈	≈	
1h 15'	≈	≈	≈	≈	

19. XII. 16°, 70%.

11h 25'—50' induziert	10,	15,	20,	25 Min.,	rotiert dauernd.
12h 45'	≈	≈	≈	+ ??	
12h 55'	≈	≈	≈	+	
1h 15'	≈	≈	≈	+	

19. XII. 16°, 70%.

5h induziert	20 Sek., rotiert	20,	25,	30,	35 Sek.
6h 30'		+ ?	≈	≈	≈
6h 45'		+	+ ??	≈	≈
7h		+	+	≈	≈
7h 15'		+	+	+ ??	≈
7h 30'		+	+	≈	≈

19. XII. 16°, 70%.

5h 5' induziert	40 Sek., rotiert	40,	50,	60,	70 Sek.
6h 30'		≈	≈	≈	≈
6h 45'		≈	≈	≈	≈
7h		≈	≈	≈	≈
7h 15'		≈	≈	≈	≈
7h 30'		≈	≈	≈	≈

20. XII. 16°, 70%.

10h 25' induziert	30 Sek., rotiert	30,	40,	50,	60 Sek.
12h 15'		≈	≈	≈	≈
12h 35'		≈	≈	≈	≈
12h 50'		≈	≈	≈	≈
1h 10'		≈	≈	≈	≈

20. XII. 16°, 70%.

10h 35' induziert	40 Sek., rotiert	20,	40,	60,	80 Sek.
12h 15'		≈	≈	≈	≈
12h 35'		+ ?	+ ?	≈	≈
12h 50'		+ ?	+ ?	≈	≈
1h 10'		+	+ ?	≈	≈

20. XII. 16°, 70%.

10h 45' induziert	60 Sek., rotiert	40,	60,	80,	100 Sek.
12h 15'		≈	≈	≈	≈
12h 35'		+ ??	+ ??	≈	≈
12h 50'		+ ?	+ ??	≈	≈
1h 10'		+	+ ?	≈	≈

21. XII. 16°, 70%.

11h 15′ induziert 60 Sek., rotiert	40,	60,	80,	100 Sek.
12h 40′	≈	≈	≈	≈
12h 55′	+ ??	≈	≈	≈
1h 15′	+ ?	+ ??	≈	≈
1h 25′	+	+ ?	≈	≈

21. XII. 16°, 70%.

11h 25′ induziert 120 Sek., rotiert	90,	120,	180,	240 Sek.
12h 40′	≈	≈	≈	≈
12h 55′	≈	≈	≈	≈
1h 15′	+ ??	≈	≈	≈
1h 25′	+ ?	≈	≈	≈

21. XII. 16°, 70%.

11h 30′ induziert 30 Sek., rotiert	20,	25,	30,	40 Sek.
12h 55′	≈	≈	≈	≈
1h 15′	+ ?	≈	≈	≈
1h 25′	+ ?	≈	≈	≈

22. XII. 16°, 70%.

10h 15′ induziert 60 Sek., rotiert	40,	60,	80,	100 Sek.
12h 10′	≈	≈	≈	≈
12h 20′	+ ??	≈	≈	≈
12h 30′	+ ?	≈	≈	≈

Der Rest der Protokolle folgt in abgekürzter Form:

	induziert	rotiert
23. XII.	5′	0′ +; 5 u. 7,5′ ≈
23. XII.	60″	0, 20, 40, 60″ +
23. XII.	60″	20, 40, 60″ +
24. XII.	5′	2,5′ +; 5′ ≈
24. XII.	60″	0, 20 u. 40″ +; 60″ ≈
24. XII.	5′	0, 3 u. 5′ +; 7′ ≈
14. I.	5′	0′ +; 5′ ≈
15. I.	3′	0′ +; 3 u. 8′ ≈
15. I.	7′	0′ +; 6 u. 8′ ≈
18. I.	3′	0, 60, 90, 120″ +

Mikrometrische Messung.

1. *Avena*-Coleoptile.

23. I. 09. 15°, 55%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
11h 5′	0	bei gelbrotem Licht.
11h 15′	2	
11h 25′	4	
11h 30′	5	
11h 33′ 30″	0	Darauf 11h 32′—33′ belichtet und um 90° gedreht, sodaß die spätere Krümmungsebene mit der Bildebene zusammenfällt. Spitze wieder auf 0 gestellt.
11h 43′ 30″	1,5	
11h 48′ 30″	2,5	

11h 58' 30"	4	
12h 3' 30"	5	
12h 8' 30"	6	
12h 13' 30"	6,5	
12h 18' 30"	7,5	— — schwache positive Reaktion[1]).
12h 23' 30"	8	— — positive Reaktion weiter.
12h 28' 30"	?	— — noch weiter, Längenmessung nicht mehr möglich.

Reaktion nach 45 Minuten deutlich.

2. *Avena*-Coleoptile.

23. I. 09. 15°, 55%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
12h 26'	0	bei gelbrotem Lichte.
12h 31'	1	bei gelbrotem Lichte.
12h 36'	2	belichtet 12h 37'—38', um 90° gedreht und auf 0 gestellt.
12h 38' 30"	0	belichtet 12h 37'—38', um 90° gedreht und auf 0 gestellt.
12h 48' 30"	2	
12h 58' 30"	3,5	
1h 3' 30"	4	— — ganz schwache Nutation.
1h 8' 30"	5	
1h 13' 30"	6	— — etwas positiv gekrümmt.
1h 18' 30"	?	— — weiter reagiert.
1h 23' 30"	?	— — weiter reagiert.

Reaktion nach 35 Minuten.

3. *Avena*-Coleoptile.

24. I. 09. 16°, 60%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
11h 27'	0	
11h 37'	2	belichtet 11h 38' 30"—39' 30", um 90° gedreht und auf 0 gestellt.
11h 40'	0	belichtet 11h 38' 30"—39' 30", um 90° gedreht und auf 0 gestellt.
11h 50'	4	— — schwache Nutation verkehrt.
12h	9,5	— — etwas positiv gekrümmt.
12h 10'	11 ?	— — weiter.
12h 20'	?	— — weiter, mit bloßem Auge beobachtet.

Reaktion nach 20 Minuten.

Da diese Reaktion überraschend schnell einsetzte, was vielleicht auf das besonders gute Wachstum zu schieben war, so wurde ein anderer Keimling desselben Topfes verfolgt, der kleiner war. Er war belichtet:

4.	11h 38' 30"—39' 30", wie der vorige.	
	12h 12'	0
	12h 17'	3 — — positive Reaktion.
	12h 22'	? — — weiter gut gekrümmt.

Er war also zu dieser Zeit, 32 Minuten nach der Belichtung, auch schon in guter Reizkrümmung begriffen.

---

[1]) Vgl. S. 35

5. *Avena*-Coleoptile.

24. I. 09. 16°, 60%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
12h 25′ 30″	0	
12h 35′ 30″	2	schwache + Nutation. Belichtet 12h 36′ 30″ bis 37′ 30″, um 90° gedreht und auf 0 eingestellt.
12h 39′	0	
12h 44′	1	
12h 49′	2	
12h 54′	3	
12h 59′	4	
1h 4′	5	
1h 9′	6	
1h 14′	7	— schwach positive Reaktion.
1h 19′	?	— — weiter.
1h 24′	?	— — stark weiter.

Reaktion nach 35 Minuten.

6. *Avena*-Coleoptile.

22. I. 09. 15,5°, 65%. 100 cm v. d. Auerlampe, 30 Sek. Belichtung!

Zeit	Maß in Teilstrichen.	
10h 43′	0	
10h 48′	1,5	
10h 53′	3	
11h 3′	6,5	belichtet 11h 4′—4′ 30″, um 90° gedreht und auf 0 eingestellt.
11h 5′	0	
11h 10′	1,5	— — schwache + Nutation.
11h 15′	3,2	— — stehen geblieben.
11h 20′	4	— — ganz schwache — Nutation.
11h 25′	6	— — ebenso.
11h 30	7	— — deutliche + Reaktion.
11h 35	8	— — ganz schwach weiter +
11h 40′	9	— — deutliches Fortschreiten.
11h 45′	?	— — Reaktion gut.

Reaktion nach 25 oder 35 Minuten.

Entstehung der Indifferenz in blauem Lichte.

Avena sativa.

100 cm v. d. Auerlampe. Eine Kuvette mit konzentrierter Lösung von Kupferoxydammoniak zwischengeschaltet.

4. XI. 15°, 65%.

9h 45′ gereizt	1,	3,	5,	7,	9 Min.
11h 15′	+?	∞	∞	∞	∞
11h 30′	+	+??	+?	+??	∞
11h 45′	++	× bis ∞	×	×	—??
12h	++	∞ bis —??	×	—??	—?
12h 30′	++	—??	—??	—??	—

Literatur.

1908 A. H. Blaauw, siehe Went (30).

1. 1890 Charpentier, Recherches sur la persistance des impressions rétiniennes sur les excitations lumineuses de courte durée. Archives d'ophthalmologie Bd. 10, S. 108.
2. 1895 F. Czapek, Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsberichte der Wiener Akad., math.-naturw. Klasse, Bd. CIV, Abt. 1 S. 337.
3. 1908 W. Figdor, Experimentelle Studien über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Wiesner-Festschrift, Wien 1908.
4. 1908 H. Fitting, Referat über meine erste Mitteilung. (22). Bot. Ztg. 2. Abt., No. 20, S. 324.
5. 1909 H. Fitting, Referat über Wents Mitteilung (30). Bot. Zeitschr. Bd. I .Heft 2, S. 147.
6. 1908 P. Fröschel, Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. 1. Mitteilung. Sitzungsber. der Wiener Akad., mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVII, Abt. 1, S. 235.
7. 1890 Groom u. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus u. die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biologisches Zentralblatt.
8. 1907 H. v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. XLV, S. 193.
9. 1905 E. Hering, Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Handbuch der Augenheilkunde, Leipzig, Engelmann, I. Teil, Kap. 12.
10. 1904 Hertel, Über Beeinflußung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. V.
11. 1904 L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena, 1. Aufl.
12. 1906 J. Loeb, Über die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Pflügers Archiv, Bd. 115, S. 576.
13. 1906 Lohmann, Über Helladaptation. Zeitschr. für Physiologie und Psychologie der Sinnesorgane, Bd. 41, S. 290.
14. 1908 A. Nathansohn und E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. XLV, S. 137.
15. 1892 F. Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, S. 183.
16. 1897 F. Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 81, S. 1.
17. 1907 Wo. Ostwald, Zur Theorie der Richtungsbewegungen niederer schwimmender Organismen. III. Über die Abhängigkeit gewisser heliotropischer Reaktionen von der inneren Reibung des Mediums sowie über die Wirkung „mechanischer Sensibilisatoren". Pflügers Archiv, Bd. 117, S. 384.

18. 1908 Wo. Ostwald, Über die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. Biochemische Ztschr. Bd. X, S. 1.
19. 1904 W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II.
20. 1903 Piper, Über Dunkeladaptation. Zeitschr. f. Physiologie und Psychologie der Sinnesorgane, Bd. 31.
21. 1909 W. Polowzow, Experimentelle Untersuchungen über die Reizerscheinungen der Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Einwirkung von Gasen. Jena, G. Fischer.
22. 1907 E. Pringsheim, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, S. 263.
23. 1908 E. Pringsheim, siehe Nathansohn und Pringsheim (14).
24. 1908 E. Pringsheim, Referat über Wo. Ostwald (18). Bot. Ztg., 2. Abt., No. 18, S. 289.
25. 1908 E. Pringsheim, Die Herstellung von Gelbfiltern und ihre Verwendung zu Versuchen mit lichtreizbaren Organismen. Ber. der deutschen Bot. Ges. Bd. 26a, S. 556.
26. 1908 S. S. Rabinowitsch, Über den Gang der Schwellenempfindlichkeit bei Dunkeladaptation. Zeitschr. für Augenheilkunde, Bd. XIX, und Berliner Dissertation.
27. 1908 H. Schröder, Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung. Flora, Bd. 99, S. 156.
28. 1908 J. Schütze, Die Beeinflußung des Wachstums durch den Turgeszenzzustand. Diss. Leipzig.
29. 1878 E. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena, G. Fischer und Jenaische Ztschr. f. Naturwissenschaften, Bd. XII.
30. 1908 F. A. F. C. Went, On the Investigations of Mr. A. H. Blaauw on the relation between the intensity of light and the length of illumination in the phototropic curvatures in seedlings of *Avena sativa*. Koningl. Akad. van Wetensch. Amsterdam S. 230. Übersetzt und mit Anmerkungen versehen von P. Fröschel, Östr. Bot. Ztschr. 1909, No. 2, S. 1.
31. 1876 Wiesner, Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration. Sitzungsberichte der Wiener Akad., mathem.-naturw. Klasse, Bd. 74, Abt. 1.
32. 1878 u. 1882 J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften der math.-naturw. Klasse der Wiener Akad., I. Teil, Bd. 39, II. Teil, Bd. 43.